FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 37. BAND

DER GANZEN REIHE 137. BAND

ERSTES/ZWEITES HEFT

FESTGABE ZUM 60. GEBURTSTAG VON OTTO RENNER

HERAUSGEGEBEN VON PROF. DR. E. BÜNNING, STRASSB

MIT 1 TITELBILD UND 70 ABBILDUNGEN IM TEXT

Nachlass von Prof. N. Malta

1943:88

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1943

Flora. N. F. Band 37	Heft 1/2	S. 1–192, Jena, 25. 4. 1943

Die Evolution der Organismen

Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre

Bearbeitet von

H. Bauer-Berlin, **H. Dingler**-München, **V. Franz**-Jena, **W. Gieseler**-Tübingen, **G. Heberer**-Jena, **W. Herre**-Halle, **C. v. Krogh**-München, **K. Lorenz**-Königsberg, **W. Ludwig**-Halle, **K. Mägdefrau**-Straßburg, **O. Reche**-Leipzig, **B. Rensch**-Münster, **L. Rüger**-Jena, **F. Schwanitz**-Müncheberg-Rosenhof, **N. W. Timoféeff-Ressovsky**-Berlin, **J. Weigelt**-Halle, **H. Weinert**-Kiel, **W. Zimmermann**-Tübingen, **W. Zündorf**-Jena

Herausgegeben von

Gerhard Heberer

Jena

Mit 323 Abbildungen im Text

X, 774 S. gr.8° 1943 RM 43.—, geb. 45.—

Inhalt: Vorwort. / **I. Allgemeine Grundlegung. Die philosophische Begründung der Deszendenztheorie.** Von Prof. Dr. Hugo Dingler. **Die Methoden der Phylogenetik.** Von Prof. Dr. Walter Zimmermann. Mit 8 Abbildungen. **Die biologischen Beweismittel der Abstammungslehre.** Von Doz. Dr. Bernhard Rensch. Mit 16 Abbildungen. **Idealistische Morphologie und Phylogenetik.** Von Dr. Werner Zündorf. Mit 2 Abbildungen. **Psychologie und Stammesgeschichte.** Von Prof. Dr. Konrad Lorenz. / **II. Die Geschichte der Organismen. Paläontologie als stammesgeschichtliche Urkundenforschung.** Von Prof. Dr. Johannes Weigelt. Mit 22 Abbildungen. **Die absolute Chronologie der geologischen Geschichte als zeitlicher Rahmen der Phylogenie.** Von Prof. Dr. Ludwig Rüger. Mit 6 Abbildungen. **Die Geschichte der Tiere.** Von Prof. Dr. Viktor Franz. Mit 43 Abbildungen. **Die Geschichte der Pflanzen.** Von Prof. Dr. Karl Mägdefrau. Mit 28 Abbildungen. / **III. Die Kausalität der Stammesgeschichte. Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren.** Von Dr. Hans Bauer und Dr. N. W. Timoféeff-Ressovsky. Mit 77 Abbildungen. **Genetik und Evolutionsforschung bei Pflanzen.** Von Dr. Franz Schwanitz. Mit 24 Abbildungen. **Die Selektionstheorie.** Von Prof. Dr. Wilhelm Ludwig. Mit 3 Abbildungen. **Domestikation und Stammesgeschichte.** Von Prof. Dr. Wolf Herre. Mit 16 Abbildungen. **Das Typenproblem in der Stammesgeschichte.** Von Prof. Dr. Gerhard Heberer. Mit 17 Abbildungen. / **V. Die Abstammung des Menschen. Die Stellung des Menschen im Rahmen der Säugetiere.** Von Doz. Dr. Christian v. Krogh. Mit 15 Abbildungen. **Die Fossilgeschichte des Menschen.** Von Prof. Dr. Wilhelm Gieseler. Mit 23 Abbildungen. **Die Genetik der Rassenbildung beim Menschen.** Von Prof. Dr. Otto Reche. **Die geistigen Grundlagen der Menschwerdung.** Von Prof. Dr. Hans Weinert. Mit 19 Abbildungen. / **Namen- und Sachverzeichnis.**

Die in den letzten Jahren vielfach verbreitete und immer mehr zunehmende Auffassung der Phylogenetik erweckte in dem Herausgeber die Überzeugung von der Notwendigkeit einer klaren und eindeutigen Stellungnahme der hier allein kompetenten Fachforschung zu den Ergebnissen und zu der Gesamtproblematik der Abstammungslehre.

Seit langer Zeit fehlte im deutschen Schrifttum eine zusammenfassende Darstellung der modernen Phylogenetik. Ein Einzelner allerdings konnte ein solches Buch nicht mehr schreiben, das dazu beitragen soll, die Klärung des genetischen Problems im weitesten Sinne zu fördern zu Nutzen einer naturwissenschaftlichen Biologie als einer Grundwissenschaft von hervorragend weltanschaulicher Bedeutung.

Das Werk ist mehr als eine Sammelschrift geworden und kann wohl den Anspruch erheben, als eine Gemeinschaftsarbeit genommen zu werden. Sein harmonisches Gefüge, die Vereinigung der Ergebnisse des Theoretikers und Praktikers, des Geophysikers, Geologen, Paläontologen, Zoologen, Botanikers, Genetikers, Anthropologen, Psychologen und Philosophen aber spricht als solches genügend für seinen Wahrheitsgehalt.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

445
Nachlaß von Prof. N. Malta

FESTGABE

ZUM SECHZIGSTEN GEBURTSTAG

VON

OTTO RENNER

Vorwort.

Gern hätten die Schüler und Freunde Otto Renners eine schönere Festschrift zusammengestellt. Die Kriegsverhältnisse zwingen uns, nur dieses bescheidene Heft im Rahmen des laufenden Bandes der „Flora“ herauszugeben. Daher mußten wir den Kreis der mitwirkenden Forscher unliebsam einengen. Der Herausgeber konnte sich nur an frühere Mitarbeiter Renners sowie an Fachgenossen wenden, deren Arbeitsrichtung sich besonders eng mit der Renners berührt. Manch einer aus diesem engeren Kreis, der gern mitgewirkt hätte, hatte zufällig kein Manuskript bereit, während andererseits die Umfrage eingestellt werden mußte, sobald der verfügbare Raum, den wir dem Herausgeber ohnehin unrechtmäßig rauben mußten, erschöpft war.

So bitten wir um Nachsicht, wenn die Festgabe ein derart unvollständiges Bild vom Kreis der Verehrer Otto Renners gibt.

Die Arbeiten wurden in der Reihenfolge des Eingangs gedruckt.

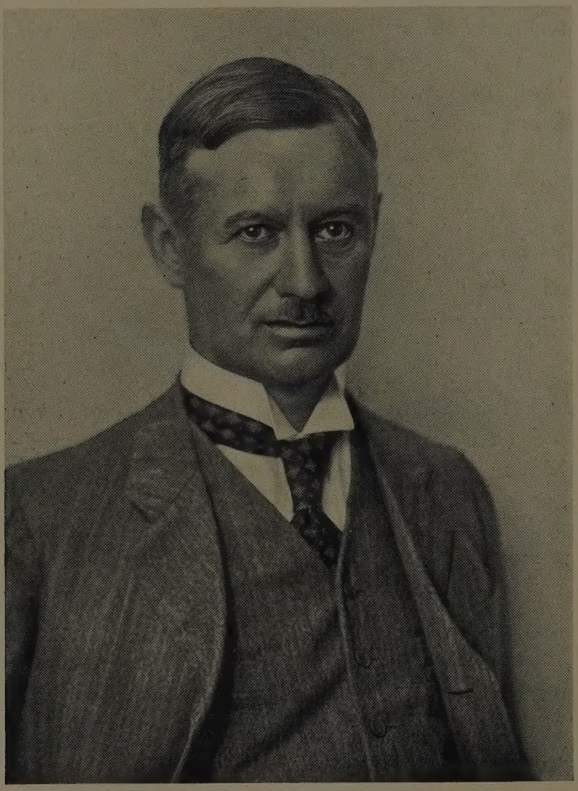
Der Herausgeber:
Prof. Dr. E. Bünning.

Der Verleger:
Dr. Gustav Fischer.

1943:88

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
BÜNNING, E., Otto Renner 60 Jahre (zum 25. April 1943). Mit 1 Bild	VII—X
MICHAELIS, P., Untersuchungen an reziprok verschiedenen Artbastarden bei Epilobium. I. Über die Bastarde verschiedener Sippen der Arten E. hirsutum mit E. parviflorum, resp. E. montanum. Mit 8 Abbildungen im Text	1—23
MICHAELIS, P. und H. ROSS, Untersuchungen an reziprok verschiedenen Artbastarden bei Epilobium. II. Über Abänderungen an reziprok verschiedenen und reziprok gleichen Epilobium-Artbastarden. Mit 20 Abbildungen im Text . .	24—56
HERZOG, TH., Molendoa taeniatifolia Herz. nov. spec. Eine neue Laubmoosart der Alpen. Mit 1 Abbildung im Text . . .	57—60
SCHWEMMLE, J., Plastiden und Genmanifestation	61—72
STRUGGER, S., Untersuchungen über die vitale Fluorochromierung der Hefezelle. Mit 5 Abbildungen im Text	73—94
KAPPERT, H., Untersuchungen über Plasmonwirkungen bei Aquilegia. (Gynodioecie — Heterosis — Gestalt des Sporns.) Mit 5 Abbildungen im Text	95—105
OEHLKERS, FR. und C. HARTE, Über die Aufhebung des Gonenausfalls bei Oenothera. I. Teil: Untersuchungen an Oenothera Cockerelli. II. Teil: Untersuchungen an Oenothera strigosa. Mit 5 Abbildungen im Text	106—124
MÄGDEFRAU, K., Die Moosvegetation der Lorbeerwälder auf Teneriffe. Mit 3 Abbildungen im Text	125—138
KNAPP, E., Bemerkungen zu Geschlechtsbestimmungsfragen . . .	139—151
MARQUARDT, H., Über eine röntgeninduzierte Mutation mit abweichendem Erbverhalten bei Oenothera Hookeri. (Vorläufige Mitteilung.) Mit 4 Abbildungen im Text	152—165
SCHIEMANN, E., Artkreuzungen bei Fragaria. III. Die vesca-Bastarde. Mit 19 Abbildungen im Text	166—192



Phot. A. Bischoff, Jena

O. Rammer.

Otto Renner 60 Jahre.

(Zum 25. April 1943)

Von **Erwin Bünning.**

Mit 1 Bild.

Das wissenschaftliche Werk Otto Renners ist den Botanikern aller Welt wohlbekannt. Der Wert dieses Werkes und seine Bedeutung für die Entwicklung der botanischen Forschung sind so sehr über Zweifel erhaben, daß der Anteil Renners an unserer Wissenschaft den Lesern der „Flora" nicht besonders dargelegt zu werden braucht.

Wenigen aber nur war es möglich, längere Zeit mit Renner zusammen zu arbeiten und zu sehen, welche geistigen und charakterlichen Kräfte diese Leistungen reifen ließen. Nicht eben zahlreich kamen Schüler, die bereit waren, in der unbequemen Weise des allmählichen Sichhineindenkens in den Meister das Forschen zu lernen. Denen, die sich nur die äußeren Handfertigkeiten des wissenschaftlichen Arbeitens aneignen wollen, um so möglichst rasch ihr eigenes Stück solcher Arbeit vorweisen zu können, kann Renner als ein zwar hervorragender Forscher, hingegen als ein weniger guter Lehrer erscheinen. Die Anspruchsvolleren aber preisen sich glücklich, wissen sie doch, daß jeder ihnen von Renner gegebene Wink und jedes seiner Worte mehr sind als plötzliche und schnell hingeworfene Einfälle. Seine Worte sind Ausdruck der ganzen Persönlichkeit, und sie ermöglichen es daher dem aufmerksamen Schüler, diese Persönlichkeit, in der sie den Ursprung der schöpferischen Leistung finden, kennen zu lernen und als Vorbild zu wählen.

Renners Arbeit ist nicht auf äußeren Erfolg gerichtet; dazu entspringt sie zu sehr einer ernsten Liebe zur Natur und Natur-

erkenntnis sowie einer tiefen Verehrung der von dieser Erkenntnis unerreichbaren göttlichen Welt. Unbeirrt von der Rücksichtnahme auf Zustimmung oder Ablehnung, ohne Rücksicht auch auf die körperliche Gesundheit, wird sein unermüdliches Schaffen von einem Forscherdrang getragen, der dem Geist und damit leider auch dem Körper bei Tag und Nacht keine Ruhepausen gönnt. Doch wieviel schöneres Glück als die Gesundheit bedeutet es dem wahren Forscher, wenn er erlebt, wie gut wohldurchdachte und klare, wenn auch oft einfache, manchem als zu nüchtern und kühl, zu wenig den Geheimnissen der Natur ähnelnde Methoden geeignet sind, uns immer neue Wunder aufzudecken, und wie die kunstgerechte Anwendung dieser Methoden die wunderbare Ordnung der Natur in ihrer erhabenen Größe klarer werden läßt als jene Trugbilder, die sich weniger geduldige Forscher verschaffen! Diese Einsicht und das leidenschaftliche, ebensosehr dem wissenschaftlichen Denken wie dem ästhetischen und religiösen Fühlen entspringende Interesse an der klaren und unverfälschten Naturerkenntnis mußten Renner zu einem erbitterten, aus tiefer Entrüstung oft schroffen Gegner jener verworrenen Geister werden lassen, die uns lehren wollen, die exakten Methoden seien überholt, etwas weniger „alte Logik" und Zahlen, dafür mehr intuitive Schau und Mystik seien am Platze, um in der Naturerkenntnis voranzukommen. Nie führt Renner solche Kämpfe aus einer überschüssigen Kraft heraus oder aus dem Verlangen, hervorzutreten. Dazu ist Renner — auch hierin ein wahrhaft großer Forscher und Mensch — viel zu ruhig, zurückhaltend und bescheiden.

Überall in Deutschland und in der Welt hat Renner Anerkennung gefunden; am meisten aber wird er von denen verehrt, die sich seine ernste Einstellung zur Wissenschaft und damit seine Art des wissenschaftlichen Forschens zum Vorbild nahmen. Seine Mitarbeiter sehen, daß zum Erfolg nicht ein großer Aufwand von Geld und technischen Hilfskräften unerläßlich ist, sondern die persönliche Teilnahme des Forschers an allen Einzelheiten der Arbeit, die alltägliche unmittelbare Berührung sowohl mit dem Objekt als auch mit den Werkzeugen der Forschung die ergiebigsten Quellen neuer Ideen sind. Renner freilich hätte nie der Gefahr unterliegen

können, die manchem Forscher droht, wenn ihm der Weg allzu leicht gemacht wird; aber Renners Bescheidenheit, die es ihm verbot, den Wert seiner Arbeit laut hinauszurufen, stand der Beschaffung der wünschenswerten größeren Hilfsmittel immer wieder im Wege.

An jenes Miterleben aller Einzelheiten des Forschungsganges durch den Forscher selber schließt sich bei Renner harmonisch auch die Sorgfalt in der schriftlichen und mündlichen Darstellung der Ergebnisse, die Pflege einer einfachen, eindeutigen und schönen Sprache, die zugleich Ausdruck eines hoch ausgebildeten ästhetischen Empfindens ist. Die Pflege dieses künstlerischen Interesses ist für Renner nicht nur eine Erholung, sie dient zugleich der ständigen Weiterformung der Persönlichkeit, die solche wissenschaftliche Werke zu schaffen vermag.

Für die Grundeinstellung Renners ist es kennzeichnend, daß er nicht nur die Entwicklung auf seinen eigenen Forschungsgebieten verfolgt. Stehen auch die Genetik und die Physiologie des Wasserhaushalts im Vordergrund, so sind die Mitarbeiter Renners doch immer wieder überrascht zu sehen, wie sehr alle anderen Gebiete der Botanik und darüber hinaus die großen Fragen der übrigen Naturwissenschaften Beachtung und lebhaftes Interesse finden. Für einen Menschen wie Renner ist es zudem selbstverständlich, daß auch die Ereignisse im politischen und kulturellen Leben nicht einfach registriert werden, sondern ihn innerlich beschäftigen. Wer erkannt hat, wie wenig Renner geneigt ist, aus bloßer Bequemlichkeit mit dem Strom einer vorherrschenden Meinung zu schwimmen, der wird um so mehr die jugendliche Kraft des Geistes bewundern, der sich erfolgreich bemüht, zu dem Kern neuer Ansichten vorzudringen, um seinen Platz in der Schicksalsgemeinschaft des Volkes nicht nur äußerlich richtig, sondern auch aus ganzem Herzen voll ausfüllen zu können.

Wir wissen, daß im großen Ringen unserer Zeit das Bestreben zur Wahrung unseres Kulturgutes einen nicht unbedeutenden Platz einnimmt. Die Schüler und Fachgenossen Renners wissen zudem, daß Renner in vollendeter Weise eine Art des wissenschaftlichen Denkens und Forschens lehrt, die ein wichtiger Bestandteil jenes von uns gehüteten und verteidigten Kulturgutes ist. Wie arm wären

wir ohne die Begabung, unsere oft zu bescheidenen Mittel durch die Kraft der Persönlichkeit so anzusetzen, daß sie zwar nicht umfangreichere, aber doch tiefere Erkenntnisse vermitteln, als sie oftmals jenseits der geographischen Grenzen unserer Kultur mit einem Aufwand erzielt werden, dem der Erfolg nicht angemessen ist! Wieviel wichtiger als tausend Ergebnisse eines zur wissenschaftlichen Fabrikation geschulten Handwerkers ist uns der in vollendeter Harmonie von verarbeitetem Wissen, immer erneut geschärftem Verstand und wohlgepflegtem Kunstsinne gebildete und daher erst schöpferische, also wahrhaft lebendige Geist!

Mit diesen Worten sei den Gedanken der jüngeren Botaniker Ausdruck gegeben, die als Schüler und frühere Mitarbeiter Renners an dessen 60. Geburtstag in dankbarer Verehrung wünschen, daß sich der Nachwuchs noch lange Jahre an seinem Vorbild formen möge.

Untersuchungen an reziprok verschiedenen Artbastarden bei Epilobium.

I. Über die Bastarde verschiedener Sippen der Arten E. hirsutum mit E. parviflorum, resp. E. montanum.

Von P. Michaelis.

(Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Erwin-Baur-Institut, Müncheberg-Mark)

Mit 8 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Die ersten Untersuchungen über die Plasmavererbung bei *Epilobium* wurden an Artbastarden durchgeführt und eine Plasmavererbung erstmalig am *Epilobium hirsutum-luteum*-Bastard nachgewiesen (Michaelis 1929, 1933). Eine genauere Analyse der Wechselbeziehungen von Kern und Plasma steht für solche Artbastarde noch aus, doch wird noch über weitere Untersuchungen am *Epilobium hirsutum-luteum*-Bastard zu berichten sein.

Nachdem innerhalb der Art *Epilobium hirsutum* große reziproke Unterschiede gefunden wurden, wurden Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Kern und Plasma bei dieser Art an Sippenkreuzungen durchgeführt. Besonders eine Sippe aus Jena zeichnete sich durch ein besonders abweichendes plasmatisches Erbgut aus. Es läßt sich von dem plasmatischen Erbgut anderer Sippen durch eine ganz spezifische Entwicklungstendenz unterscheiden, die sich unter der Mitwirkung der verschiedensten Gene mehr oder minder stark realisieren kann. Die Gene vermögen dabei diese Entwicklungstendenz zwar in quantitativem Sinne auszulösen, nicht aber ihre Richtung qualitativ abzuändern (Michaelis 1940—1942, I—VI).

Dieses abweichende plasmatische Erbgut der Sippe Jena wurde bei der Untersuchung eines umfangreichen *Epilobium hirsutum*-Sippensortimentes in ähnlicher Art auch bei anderen Sippen Thüringens gefunden (Michaelis 1942). Nach dem neuesten Stand der Versuche besitzen von 16 untersuchten *hirsutum*-Sippen aus Thüringen 9 Sippen ein dem Jena-Plasma ähnliches plasmatisches Erbgut, waren aber doch von diesem sowohl in quantitativer wie in qualitativer Weise unterscheidbar. Bei der Untersuchung weiterer 327 Sippen aus den ver-

schiedensten Teilen des Verbreitungsgebietes der Art wurde ein dem Jena-Plasma ähnliches Plasma nur mehr bei weiteren 6 Sippen gefunden, von denen 2 aus Botanischen Gärten (Klausenburg und Essen) stammen und nur 4 von natürlichen Standorten (Mark Brandenburg, Schlesien, Dänemark und Laibach). Das plasmatische Erbgut dieser 6 Sippen scheint sich aber in weit höherem Maße von dem der Sippe Jena zu unterscheiden als das der Sippen aus Thüringen.

Nach dem Stand dieser Versuchsergebnisse erschien es aus zweierlei Gründen wünschenswert, wieder zu Artkreuzungen zurückzugreifen. In den zahlreichen Sippenkreuzungen war es nicht möglich gewesen, durch die in den Sippen vorkommenden Genunterschiede die Entwicklungstendenz, die das plasmatische Erbgut der Sippe Jena kennzeichnet, in qualitativem Sinne abzuändern. Es ist nun von größter Bedeutung, ob diese Entwicklungsrichtung und damit zahlreiche Eigenschaftskategorien allein vom Plasmon oder auch vom Genom bestimmt werden. Zu diesem Zweck soll nicht nur die in der Art *Epilobium hirsutum* gegebene Mannigfaltigkeit von Genunterschieden, sondern auch die noch größere der verschiedenen Arten geprüft werden. Solche Versuche waren bisher nur mit der Art *Epilobium luteum* durchgeführt worden und hatten hier ein den Sippenkreuzungen gleichgeartetes Ergebnis gezeitigt.

Weiterhin besteht das größte Interesse festzustellen, wie das abweichende plasmatische Erbgut der *hirsutum*-Sippe Jena und das ähnliche der thüringischen Sippen zu deuten ist und auf welche Weise es entstanden ist. Es bestehen zwei prinzipiell verschiedene Möglichkeiten: Es kann einerseits durch Abänderung aus einem typischen *hirsutum*-Plasma hervorgegangen sein. In diesem Falle würden die Plasmaunterschiede als Sippenunterschiede zu deuten sein. Sie müßten phylogenetisch jünger sein als die Art *Epilobium hirsutum* und würden auf eine relativ geringe Stabilität der plasmatischen Erbmasse hinweisen. Andererseits ist noch eine weitere Möglichkeit zur Entstehung von plasmatischen Sippenunterschieden gegeben. Es ist denkbar, daß die unter den *hirsutum*-Sippen beobachteten Unterschiede nicht hier, sondern schon bei der Entstehung der *Epilobium*-Arten entstanden sind und in einzelnen *hirsutum*-Sippen nur auf dem Wege eines Übertrittes von Plasma aus dem Pollenschlauch oder umgekehrt durch Einkreuzung eines *hirsutum*-Genomes in das artfremde Plasma gelangten. In diesem Falle wären die plasmatischen Unterschiede der Sippen phylogenetisch ebenso alt als die *Epilobium*-Arten, und es würde eine besonders hohe Stabilität des plasmatischen Erbträgers zu fordern sein. Die Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten kann durch Kreuzung der

hirsutum-Sippe Jena mit den in Betracht kommenden *Epilobium*-Arten erbracht werden. Besitzt die Sippe Jena das Plasma einer anderen Art, so sind bei Kreuzung mit dieser Art keine reziproken Unterschiede zu erwarten oder zum mindesten kleinere reziproke Unterschiede als bei der Kreuzung mit anderen *Epilobium hirsutum*-Sippen.

Experimenteller Teil.

I. Die Kreuzungen mit *E. parviflorum*.

A. Material und Methode.

Von *Epilobium hirsutum* wurden folgende 3 Sippen zu den Kreuzungen verwendet, die sich in ihrem Plasmon und Genom erheblich unterscheiden:

die Sippe Jena (Klon 1936. 1. 6), die bisher in ausführlichen Versuchsreihen (Michaelis 1940—1942. I—VI) untersucht wurde,
die Sippe München (Klon 1936. 24. 1) und
die Sippe Coimbra (Klon 1938. 305. 2).

Die letzteren beiden Sippen unterscheiden sich in ihrem Erbgut wesentlich von der Sippe Jena. Während die Sippe Jena bei den verschiedensten Kreuzungen, z. B. im *E. luteum*-Bastard, größte reziproke Unterschiede ergibt, sind die Bastarde mit der Sippe München und besonders mit der Sippe Coimbra so gut wie reziprok gleich (vergl. Tabelle IV). Die beiden Sippen sind aber untereinander wieder wesentlich in ihrem Genom, besonders in den auf das Jena-Plasma empfindlichen Genen, verschieden. Die Zahl und Wirkung dieser plasmaempfindlichen Gene ist bei der Sippe Coimbra deutlich größer als bei der Sippe München, und sie lösen daher auch wesentlich größere reziproke Unterschiede im Plasma der Sippe Jena aus.

Da sich nach den bisherigen Erfahrungen die einzelnen Sippen einer Art sehr verschieden verhalten können, wurden diese 3 *E. hirsutum*-Sippen nun reziprok mit den in Tabelle I aufgeführten 36 Sippen der Art *E. parviflorum* gekreuzt[1]).

Von sämtlichen *parviflorum*-Sippen wurde jeweils nur 1 Pflanze ausgelesen und für alle Kreuzungen verwendet, so daß diese untereinander streng vergleichbar sind. Von allen Kombinationen mit der Sippe Jena ♀ wurde die Hälfte der Samen schon im Herbst 1941 im Thermostaten in Keimröhrchen bei 20° ausgesät und die Pflanzen in einem schwach temperierten Gewächshaus überwintert. Die durchschnittlichen Temperaturen lagen bei rund 10° mit gelegentlichen Minima bis zu + 4°. Die restlichen Samen wurden Mitte Februar 1942 auf Erde in der üblichen Weise ausgesät. Von allen Kreuzungen blieben 3—6 Topfpflanzen, von den stark gestörten Kombinationen wesentlich mehr in einem Gewächshaus, die restlichen Pflanzen wurden

1) Für die Durchführung der Kreuzungen im Sommer 1941 bin ich Frl. Dr. Quack zu größtem Dank verpflichtet.

Tabelle I.

Bezeichnung der *parv.*-Sippe	Herkunft	Sammler *)	Nr. der Kreuzungs-Pflanzen 1941	Jena-Plasma			Mercas-T.		Eilenriede-T.		Foissy-T.	
				Zugehörigkeit zu Keimgruppe (vgl. III)	Reihenfolge im Hemmungsgrad	Abb.	Höhe der *hirs.* Mün. ♀-Kreuzung in cm	Abb.	Höhe der *hirs.* J. ♂-Kreuzung in cm	Abb.	Höhe der *hirs.* Coi. ♀-Kreuzung in cm	Abb.
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Tilsit	Ostpreußen	Reise 1940	41. 8403. 1	A	†		109	4				
Hohenstein	„	„ 1940	41. 8405. 1	A	†		n					
Kopenhagen	Dänemark	Botanischer Garten	41. 8432. 1	B	13	–			21		84?	
Lockstedt	Schl.-Holst.	stud. H. Homfeldt, Lockstedt	41. 8438. 1	A	†				z. T. 24			
Pasewalk	Pommern	stud. H. Hecht, Pasewalk	41. 8431. 1	B	8	–			46			
Weinbergsee I	Brandenburg	gesammelt 1937	41. 8424. 1	A	†							
„ II	„	„ 1937	41. 8425a. 1	C	4	1, 2, 3						5
Krummer See	„	„ 1937	41. 8427a. 1	B	14†	–			29			
Möllensee	„	„ 1937	41. 8429a. 1	A	†				–			
Müncheberg	„	„ 1937	41. 8421. 1	B	7	1, 7			25			
Fauler See	„	„ 1933	–									
Schlagenthinsee	„	„ 1933	–									
Eilenriede	Hannover	Postrat Nagel, Hannover	41. 8447. 1	C	11	1, 3	♀ Ü		7	6		
Kölleda	Thüringen	Lehrer Hampe, Lossa	41. 8441. 1	D	12	3	6	4				
Stadtroda	„	Sort. Brücher, Nr. 20	41. 8445. 1	A	†				30			
Neustadt	„	„ „ Nr. 17	41. 8468. 1	A	†				63			
Sulza	„	„ „ Nr. 19	41. 8443. 1	C	6	1			19		67?	5
Oberleinleiter	Oberfranken	R. Rotier, Oberl.	41. 8458a. 1	B	5	1, 2	35					
Scheßlitz	„	Stud.-Rat Röhrl, Bamberg	41. 8454. 1	D	9	1, 3	47	4				
Rentweinsdorf	„	„ „ „	41. 8456. 1	C	3	1	n					
Crailsheim	Württemberg	Sort. Brücher, Nr. 13	41. 8466. 1	D	1	1, 3	♀ n		–			
Tübingen	„	„ „ Nr. 2	41. 8462. 1	A			Ü	8	19			
Enztal, tetraploid	„	stud. H. Mahle, Pforzheim	41. 8461. 1	D	2	2			16			
Hirschhorn	Hessen	Sort. Brücher. Nr. 5	41. 8464. 1	A	†		n		–			
Mörfelden	„	„ „ Nr. 26	41. 8477. 1	A	†		n					
Boxbrunn	„	„ „ Nr. 14	41. 8467. 1	A	†						36	
Singen	Baden	„ „ Nr. 23	41. 8474. 1	A	†		♀ n		–			
Untereggingen	„	„ „ Nr. 22	41. 8473. 1	C	10	1, 3	Ü		18			
Kärnten	„	„ „ Nr. 10	41. 8471. 1	A	†				16			
Foissy	Frankreich	„ „ Nr. 29	41. 8482. 1	A	†						24	5
Merças	Portugal	Botan. Garten, Lissabon	41. 8483. 1	A	†		2	4				
Villa d'Este	Italien	Sort. Brücher, Nr. 7	41. 8484. 1	A	†				41			
Skalatal I	Albanien	„ „ Nr. 8	41. 8485. 1	A	†				65			
„ II	„	„ „ Nr. 9	41. 8486. 1	A	†				47			
Theti I	„	„ „ Nr. 11	41. 8487. 1	A	†		n		–			
„ II	„	„ „ Nr. 12	41. 8488. 1	A	†		♀ n					
Ruga Bora	„	„ „ Nr. 15	41. 8489. 1	A	†		Ü	8	8.5			
Pyrgos	Griechenland	Bot. Gart. Athen, durch Vermittlung von Prof. Diels	41. 8490. 1	A	†				7	6		

*) Ich möchte auch hier all denen danken, die mich bei der Sammlung des Sortimentes unterstützten, insbesondere danke ich Herrn Dr. H. Brücher für die Überlassung seiner *Epilobium*-Sortimente.

im Felde ausgepflanzt. Im übrigen wurde genau darauf geachtet, daß die Pflanzen innerhalb der Versuchsreihen streng vergleichbar kultiviert wurden.

B. Samenansatz und Samenkeimung.

Der Samenansatz ist verhältnismäßig gut. Zwischen den Kreuzungen mit den verschiedenen *E. parviflorum*-Sippen bestehen keine kennzeichnenden Unterschiede, so daß in Tabelle II sämtliche Werte zusammengefaßt werden können.

Tabelle II.

Kreuzung mit der *hirsutum*-Sippe:	Jena			München			Coimbra		
	Zahl der Kreuzungen	% guter Fruchtknoten	durchschnittl. Samenzahl pro Fruchtknoten	Zahl der Kreuzungen	% guter Fruchtknoten	durchschnittl. Samenzahl pro Fruchtknoten	Zahl der Kreuzungen	% guter Fruchtknoten	durchschnittl. Samenzahl pro Fruchtknoten
parvifl. ♀ × *hirs.* ♂	86	82.6	73.8	77	75.0	75.6	72	71.8	76.9
hirs. ♀ × *parvifl.* ♂	104	72.3	58.4	52	63.3	41.4	64	68.2	57.4

Aus diesen Zahlen ist zu entnehmen, daß die Kreuzungen mit der *hirsutum*-Sippe Jena im Gegensatz zu der noch zu besprechenden Samenkeimung keineswegs schlechter ansetzen als die Kreuzungen mit den beiden anderen Sippen. Es liegen sogar die Prozentwerte des Samenansatzes bei den Jena-Kreuzungen etwas höher.

Weiterhin läßt sich ganz allgemein feststellen, daß sowohl das prozentuale Gelingen der Kreuzung wie auch die durchschnittliche Samenzahl in den sich entwickelnden Fruchtknoten etwas besser, resp. größer ist, wenn *Epilobium parviflorum* als Mutter verwendet wird. Diese Unterschiede sind aber nicht sehr groß und hängen wahrscheinlich mit der geringeren Zahl von Pollenkörnern in den *parviflorum*-Antheren und mit dem übernormal weiten Weg dieser Pollenkörner in den *hirsutum*-Fruchtknoten und nicht mit der plasmatischen Zusammensetzung der Mutterpflanzen zusammen.

Ganz anders liegen nun die Verhältnisse bei der Samenkeimung, die Tabelle III (S. 6) in etwas zusammengefaßter Form wiedergibt.

Als auffallendstes Ergebnis läßt sich aus der Tabelle ablesen, daß im Jena-Plasma die meisten Bastarde nicht oder nur schlecht zu keimen vermögen. Bei Kreuzung mit 22 *parviflorum*-Sippen wurden überhaupt keine keimfähigen Samen erhalten. Diese 22 Kreuzungen sind in der Tabelle III zu der Gruppe A zusammengefaßt und in Tabelle I, Spalte 5 genauer bezeichnet. Diese Gruppe enthält alle Sippen aus dem südlichen Europa. 5 Sippen zeigen eine Keimung von weniger

Tabelle III.

Klasse:	Zahl der Kombinat.	*hirsutum* ♀ × *parviflorum* ♂						*parviflorum* ♀ × *hirsutum* ♂					
		h. Jena		*h.* München		*h.* Coimbra		*h.* Jena		*h.* München		*h.* Coimbra	
		Samenzahl	Keim-%	Samenzahl	Keim-%	Samenzahl	Keim-%	Samenzahl	Keim-%	Samenzahl	Keim-%	Samenzahl	Keim-%
A	22	2856	0	1086	18.4	1578	54.5	4232	14.4	3383	9.4	3754	22.4
B	5	1185	0.9	275	28.0	458	33.4	713	15.3	439	22.5	691	32.1
C	5	1121	5.3	216	50.0	635	56.4	1051	7.2	1215	3.0	695	31.6
D	4	915	25.5	407	20.6	527	46.3	201	4.0	759	8.0	397	19.6
Σ	36	6077	5.0%	1984	23.6%	3198	50.5%	6197	13.0%	5796	8.9%	5537	24.6%

als 3% (Gruppe B) und weitere 5 Sippenkreuzungen eine Keimung von nur 3—8% (Gruppe C). Der Bastard der *parviflorum*-Sippe Kölleda keimt mit etwas mehr als 10%, und nur 3 süddeutsche Sippen, von denen eine (Enztal) vermutlich tetraploid ist (vergl. auch Michaelis 1942, V), ergeben eine einigermaßen gute Keimung zwischen 30 und 40% (bilden zusammen die Gruppe D).

Vergleicht man demgegenüber die reziproke Kreuzung *parviflorum* ♀ × *hirsutum* Jena ♂, so läßt sich hier eine derartige Keimunfähigkeit nicht feststellen. Es sind zwar die Keimprozente niedrig. Es beruht dies aber auf einer Eigenschaft aller *parviflorum*-Samen, die unter den üblichen Keimbedingungen stets nur wenige Keimpflanzen ergeben. So sind auch unter den 22 Sippenkreuzungen, die im Jena-Plasma nicht keimen, nur 3 enthalten, bei denen auch die reziproke Kreuzung mit *parviflorum*-Plasma nicht keimte. Die Häufigkeit der im *parviflorum*-Plasma nicht keimenden Kreuzungen ist damit in der Gruppe A geringer als in den Gruppen C und D, wo ebenfalls bei 1, resp. 2 Kombinationen mit *parviflorum*-Plasma keine Keimung erhalten wurde.

Berücksichtigt man die später noch ausführlicher zu besprechende Tatsache, daß alle *parviflorum*-Bastarde mit *hirsutum* Jena-Plasma mehr oder minder starke Entwicklungsstörungen aufweisen, so ergibt sich eine völlige Parallelität zu den *hirsutum*-Sippenkreuzungen mit dem Plasma der Sippe Jena. Dort konnte im Jena-Plasma eine genisch bedingte Reihe aufgestellt werden, die von reziprok gleichen Bastarden über zunehmende Entwicklungsstörungen zu völliger Letalität führt. Das Endglied dieser Reihe bildet eine Keimunfähigkeit, die durch Degeneration der Embryonen bald nach der Befruchtung entsteht (Michaelis u. v. Dellingshausen 1942, IV). Auch dort sind es die südeuropäischen, resp. südafrikanischen Sippen, deren Gene die extremen Entwicklungsstörungen auslösen. Es kann wohl kein Zweifel bestehen, daß analoge

Verhältnisse auch bei den *parviflorum*-Kreuzungen vorliegen und auch hier die Keimunfähigkeit, resp. die herabgesetzte Keimung im Jena-Plasma durch eine plasmaabhängige Entwicklungsstörung bedingt ist und durch die Gene der *parviflorum*-Sippen ausgelöst wird.

Ein Überblick über die weiteren Keimzahlen zeigt, daß die im Plasma der *hirsutum*-Sippe Jena nicht oder schlecht keimenden Samen in der reziproken Kreuzung keineswegs schlechter keimen. Auch in den übrigen Kombinationen lassen sich keine sicheren gerichteten Beziehungen feststellen, so daß kein Anhalt dafür vorliegt, daß die im Jena-Plasma zur Letalität führenden Gene auch in anderen Plasmon- und Genomkombinationen sichtbar werden. Weiterhin läßt sich im Gegensatz zur Kreuzung mit der Sippe Jena und zu den Ansatzverhältnissen feststellen, daß in den Kreuzungen mit München und Coimbra die Samenkeimung besser ist, wenn die Samen auf den *hirsutum*-Pflanzen heranreifen. Dieser Unterschied, der wahrscheinlich als mütterliche Nachwirkung zu deuten ist, liegt gegensätzlich zu den plasmabedingten Unterschieden.

C. Die reziproken Unterschiede der erwachsenen Pflanzen.

1. Die Kreuzungen mit den *hirsutum*-Sippen München und Coimbra.

Nach einer bisher vielfach vertretenen Ansicht ist die Größe der reziproken Unterschiede als Maß für die Unterschiede der untersuchten Plasmen zu verwenden. Wäre diese Annahme richtig, so könnten auf Grund der bisher durchgeführten Untersuchungen bei den *hirsutum* × *parviflorum*-Kreuzungen reziproke Unterschiede ganz bestimmten Ausmaßes erwartet werden. 1937 waren sowohl die hier interessierenden *hirsutum*-Sippen Jena, München und Coimbra, ebenso auch eine größere Anzahl von *parviflorum*-Sippen reziprok mit *E. luteum* gekreuzt worden. Die Messungen an den Bastarden sind in Tab. IV (S. 8/9) wiedergegeben.

In den *hirsutum*-*luteum*-Kreuzungen läßt sich an allen Messungen *hirsutum* Jena-Plasma und *luteum*-Plasma deutlich unterscheiden, dagegen scheint das *luteum*-Plasma kaum von dem *hirsutum*-Plasma der Sippe München und von dem der Sippe Coimbra verschieden zu sein. Das München-Plasma läßt sich nur an Blütengröße und Pollenfertilität unterscheiden, das Coimbra-Plasma höchstens an einer ganz geringen Heterosis (vgl. Michaelis u. v. Dellingshausen 1942, IV) und in der Pollenfertilität, die sich auch in der Staubblattlänge bemerkbar macht.

In den *luteum*-*parviflorum*-Bastarden sind in allen Kreuzungen deutliche reziproke Unterschiede festzustellen, die sich zwar in den verschiedenen Organen in wechselndem Maße auswirken, aber in ihrem

Tabelle IV.

	1938 *luteum* ×	Unterstes Blatt in mm						Kronblatt in mm					
		Länge			Breite			Länge			Breite		
		l-Pl.	*h*-Pl. in % *l*-Pl.	D/3 m	*l*-Pl.	*h*-Pl. in % *l*-Pl.	D/3 m	*l*-Pl.	*h*-Pl. in % *l*-Pl.	D/3 m	*l*-Pl.	*h*-Pl. in % *l*-Pl.	D/3 m
hirsutum	Jena	50.6	68.1	3.8	20.8	79.6	2.5	20.2	17.3	13.6	15.6	12.5	15.3
	München	38.8	91.2	0.5	16.3	89.4	0.4	15.4	76.8	2.3	12.4	71.5	2.7
	Coimbra . . , .	51.6	116.0	1.6	19.7	116.9	1.1	19.6	98.5	0.1	15.1	99.9	0,04
parviflorum	Weinbergsee I	45.3	98.2	0.2	16.9	90.2	1.3	12.3	62.7	9.1	8.2	36.1	15.9
	„ II	48 4	96,8	0.4	18.0	89.7	1.1	12.2	62.7	7.8	8.1	38.1	11.6
	Krummer See .	49.9	83.9	2.2	19.6	82.3	2.4	11.8	64.3	8.1	8.1	36.9	16.9
	Möllensee . . .	39.7	109.3	1.1	15.7	95.8	0.5	11.4	61.3	6.9	8.0	36.0	14.8
	Müncheberg . .	46.9	101.0	0.1	17.1	98.0	0.2	11.5	62.1	6.8	8.0	38.3	13.5
	Fauler See . . .	45.9	99.5	0.05	16.9	90.4	2.7	12.6	49.2	7.4	8.3	29.8	10.6
	Schlagenthinsee	50.5	94.6	0.5	20.4	81.5	1.5	12.3	63.8	6.1	8.3	40.1	10.0
	Kopenhagen . .	47.1	93.2	1.3	17.1	84.1	2.7	11.7	56.0	14.2	7.3	36.5	22.6

Ausmaße sonst wenig variieren. Nachdem in diesen verschiedenen Kreuzungen das Plasma von *hirsutum* München und Coimbra annähernd dem von *luteum* gleicht, dieses aber wesentlich vom *parviflorum*-Plasma abweicht, wären auch reziproke Unterschiede bei der Kreuzung *parviflorum* × *hirsutum* Coimbra und München zu erwarten gewesen. Die Versuchsergebnisse entsprachen aber diesen Erwartungen nicht. Sämtliche Kreuzungen zwischen den verschiedenen *parviflora* und den *hirsutum*-Sippen München und Coimbra ließen keinerlei reziproke Unterschiede erkennen. Auch die ausführlichen Messungen, die in Tabelle V zusammengefaßt sind, ergaben keine reziproken Unterschiede, auch nicht in der sonst so empfindlichen Pollenfertilität.

Tabelle V.

	Höhe in cm		unterstes Blatt in mm				Blatt aus Stengelmitte in mm			
			Länge		Breite		Länge		Breite	
	h. Pl.	rez. Unterschied in % von *h*. Pl.	*h*. Pl.	rez. Unterschied in %	*h*. Pl.	rez. Unterschied in %	*h*. Pl.	rez. Unterschied in %	*h*. Pl.	rez. Unterschied in %
parviflorum selbst	92.9		84.1		19.9		75.3		15.4	
hirs. München × *p.*	104.5	102.0	89.2	95.9	18.2	102.9	91.9	96.5	22.9	98.7
h. München selbst	97.6		101.2		21.0		95.0		25.4	
hirs. Coimbra × *p.*	103.0	102.9	97.3	99.3	23.9	95.8	90.1	100.4	22.5	101.3
h. Coimbra selbst	85.0		81.0		15.0		97.0		26.0	

Diese Versuche zeigen ebenso wie die früheren Untersuchungen über die Wechselwirkungen zwischen Plasmon und Genom bei den

Tabelle IV.

Staubblatt-Länge in mm						Griffel-Länge in mm			Pollenfertilität in %		
lange St.			kurze St.								
l-Pl.	*h*-Pl. in % *l*-Pl.	D/3 m	*l*-Pl.	*h*-Pl. in % *l*-Pl.	D/3 m	*l*-Pl.	*h*-Pl. in % *l*-Pl.	D/3 m	*l*-Pl.	*h*-Pl. in % *l*-Pl.	D/3 m
12.4	14.1	13.8	9.1	15.0	11.9	15.7	61.8	6.6	21.8	0	36.3
10.6	78.1	2.2	7.4	79.3	1.4	14.0	92.7	0.9	36.6	89.9	2.2
11.7	88.2	2.8	8.7	86.9	2.4	16.1	100.2	0.1	36.3	71,9	1.3
7.9	61.8	5.4	5.3	51.9	5.2	11.1	89.7	2.7	60.6	16.2	5.7
7.8	64.2	5.4	5.2	51.5	4.5	11.0	90.2	2.1	24.6	69.1	0.9
8.1	58.8	6.8	5.4	51.1	7.4	10.7	91.1	2.5	19.0	71.6	0.9
7.3	62.3	4.1	4.8	50.8	3.4	10.3	87.1	1.6	65.2	50.3	3.3
8.0	57.0	5.7	5.4	48.5	4.6	11.1	88.9	2.4	75.2	0	6.5
7.5	54.8	5.3	5.8	43.6	3.9	10.8	81.1	3.5	56.8	15.1	6.3
8.3	54.7	3.6	5.9	44.2	3.6	11.0	89.5	3.1	17.4	0	2.1
7.6	54.9	11.4	5.1	46.0	9.6	10.3	81.9	6.1	77.6	30.8	5.9

hirsutum-Sippenkreuzungen (MICHAELIS 1940, 1942, I—VI), daß man zwar aus dem Auftreten reziproker Unterschiede auf eine Verschiedenheit der Plasmen schließen muß, daß aber der Grad der reziproken Unterschiede ebenso wie von den Plasma-Unterschieden auch von Unterschieden der Gene (und von der Umwelt) abhängig ist. Dabei bezieht sich dieser Schluß auf den ganzen Bereich der Abänderungsmöglichkeit von 0—n %. Es darf weder das Fehlen reziproker Unterschiede als Fehlen plasmatischer Unterschiede gedeutet werden, noch kann man ohne genauere Analyse aus dem Grad der reziproken Unterschiede z. B. bei Kreuzung von Organismen verschiedener systematischer Verwandtschaftsgrade Schlüsse ziehen über das

Tabelle V.

1. Blütentragblatt in mm				Kronblatt in mm				Pollenfertilität	
Länge		Breite		Länge		Breite			
h. Pl.	rez. Unterschied in %	*h*. Pl.	rez. Unterschied in %	*h*. Pl.	rez. Unterschied in %	*h*. Pl.	rez. Unterschied in %	*h*. Pl.	rez. Unterschied in %
32,5		9.5		6.4		4.0		99.8	
53.7	94.9	15.3	98.7	13.1	91.5	10.1	89.5	85.7	106.4
56.2		16.7		16.6		14.4		99.5	
46.0	101.3	11.6	99.2	14.3	97.9	10.3	98.1	89.6	98.7
52.0		14.0		21.0		17.0			

Ausmaß der plasmatischen Unterschiede zwischen diesen systematischen Kategorien.

2. Die Kreuzungen mit der *hirsutum*-Sippe Jena.

Im Gegensatz zu den Kombinationen mit den *hirsutum*-Sippen München und Coimbra treten bei Kreuzung mit der Sippe Jena außerordentlich große reziproke Unterschiede auf. Die *parviflorum* ♀ × *hirsutum* ♂-Kreuzung ist normal und gleicht in den meisten Fällen den entsprechenden Kreuzungen mit *hirsutum* München und Coimbra. Bei der reziproken Kreuzung *hirsutum* Jena ♀ × *parviflorum* ♂ treten aber starke Entwicklungsstörungen auf (vgl. Abb. 7), die völlig denen gleichen, die bei den *hirsutum*-Sippenkreuzungen im Plasma der Sippe Jena beobachtet und beschrieben wurden (MICHAELIS 1940, I).

Bei den Herbstaussaaten (Abb. 1) sind diese Entwicklungsstörungen verhältnismäßig schwach. Trotzdem fehlen aber reziprok gleiche Kreuzungen. Die geringsten Unterschiede zeigt die Kreuzung mit *parv.* Crailsheim. Die Rosetten mit Jena-Plasma sind nur durch die etwas hellere Farbe und durch die deutlich größeren Blätter gekennzeichnet. Es läßt sich also auch hier wieder eine Heterosis im Jena-Plasma feststellen (MICHAELIS u. v. DELLINGSHAUSEN 1942, IV). Die übrigen Kreuzungen lassen sich zu einer Reihe zusammenstellen (vgl. Tabelle I), die die Heterosis mit der Embryonenletalität verbindet, welche sich in der fehlenden Keimfähigkeit der Samen äußert. Innerhalb dieser Reihe stellen sich Vertiefung des Blattgrüns, Melierung, Wuchsstauchungen, Blattverbildungen und schließlich anatomische Störungen ein, die zu einer Weißfleckung der Blätter führen. An den schwächer gestörten Kreuzungen lassen sich noch die verschiedensten Eigenschaften der beiden Eltern feststellen. Mit zunehmender Störung werden diese Eigenschaften immer mehr unterdrückt, und an ihre Stelle treten Eigenschaften, die nur durch die kennzeichnende Entwicklungstendenz des Jena-Plasmas hervorgerufen werden. Die extrem gestörten Pflanzen z. B. der *hirsutum* Jena × *parviflorum* Eilenriede-Kreuzung lassen sich in keiner Weise von einer extrem gestörten Pflanze einer *hirsutum*-Sippenkreuzung, z. B. des *hirsutum* Jena × Coimbra-Bastardes unterscheiden.

Diesen *hirsutum*-Sippenkreuzungen gleichen die *hirsutum* × *parviflorum*-Bastarde auch in ihrer starken Abhängigkeit von den jahreszeitlichen Klimaschwankungen. Mitte April setzte mit einer Anzahl sonniger, warmer Tage an den Herbstaussaaten schlagartig eine Zunahme des Störungsgrades ein (Abb. 2). Die Winterblätter besitzen in den meisten Kombinationen eine ± große Lamina mit wohlausgebildeter Nervatur. Auf sie folgten unvermittelt winzige, nadelförmige Blättchen, die stärkste anatomische Störungen erkennen lassen und meist keine weitere Differenzierung aufweisen. Nur bei den schwächst gestörten

Kreuzungen mit *parviflorum* Crailsheim und Enztal (Abb. 2b) entstehen dann noch Blätter mit einer wenn auch kleinen und sehr stark verkrümmten Lamina.

Die Pflanzen der Februar-Aussaaten zeigten dieselben, starken Entwicklungsstörungen schon von Anbeginn an (Abb. 2). Von sämtlichen Kombinationen vermochte nur der Bastard *hirsutum* Jena × *parviflorum* Crailsheim noch eine größere Pflanze mit Blüten zu bilden (Abb. 3), doch waren die Achsen gestaucht, die Blätter verbogen und

Abb. 1. Verschiedene Rosetten der Herbstaussaat am 1. IV. 1942

obere Reihe von links nach rechts

E. parv. Eilenriede × hirs. Jena 1942. 8632
E. hirs. Jena × parv. Crailsheim 1942. 8701
E. hirs. Jena × parv. Rentweinsdorf 1942. 8651

untere Reihen

E. hirs. Jena × parv. Weinbergsee 1942. 8541
E. hirs. Jena × parv. Oberleinleiter 1942. 8661
E. hirs. Jena × parv. Sulza 1942. 8611
E. hirs. Jena × parv. Müncheberg 1942. 8521 (2 Pflz. rechts oben und links unten)
E. hirs. Jena × parv. Scheßlitz 1942. 8641 (↑)
E. hirs. Jena × parv. Unter-Eggingen 1942. 8741. B (↑)
E. hirs. Jena × parv. Eilenriede 1942. 8631

Abb. 2a. Unterschiede zwischen Herbst- (links) und Frühjahrsaussaaten (rechts) am 6. V. 1942
oben hirs. Jena × parv. Weinbergsee
unten hirs. Jena × parv. Oberleinleiter

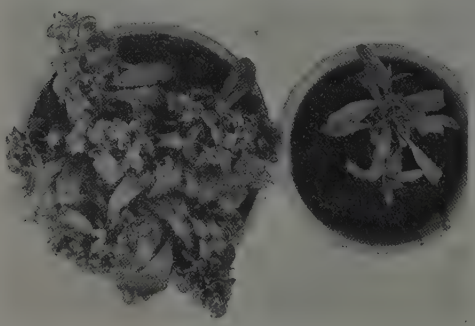


Abb. 2b. Herbst- (links) und Frühjahrsaussaat (rechts) am 6. V. 1942
der Kreuzung hirs. Jena × parv. Enztal

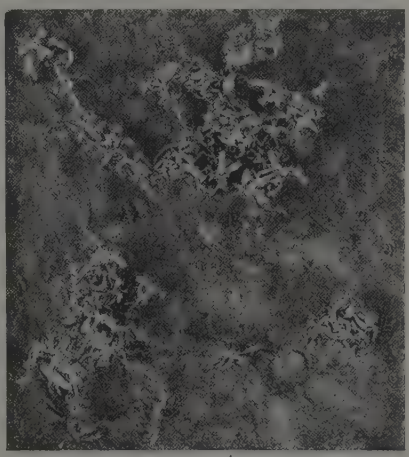
gefleckt, die Blüten hatten reduzierte Kronblätter und waren pollensteril. Alle übrigen Kreuzungen ergaben ± stark gestörte, nicht mehr blühfähige Pflanzen mit reduzierten, gefleckten Blättern. Die Mehrzahl der Kreuzungen bildeten nur 2—8 cm hohe, dicht verzweigte Pölsterchen (Abb. 3). Die Kombination *hirsutum* Jena × *parviflorum* Kölleda hatte bis zum August nur 3 Wirtel mit winzigen Blättchen gebildet, die Kreuzungen mit *parviflorum* Kopenhagen und Krummer See entwickelten sich nach der Keimung überhaupt nicht weiter und starben im Laufe des Juli ab.

Diese kurze Beschreibung mag im Verein mit den Abb. 1—3 genügen, nachdem dieselben Entwicklungsstörungen ausführlich bei den *hirsutum*-Sippenkreuzungen beschrieben wurden (Michaelis 1940, 1942, I—VI). Daß die dort festgestellten Beziehungen zwischen Plasma und Genen auch hier Gültigkeit haben, zeigen einzelne Aufspaltungen im Störungsgrade bestimmter *parviflorum*-Kreuzungen.

In den *hirsutum*-Sippenkreuzungen ist es nicht geglückt, durch Einlagerung der verschiedensten Genome in das Plasma der Sippe Jena die diesem Plasma eigene Entwicklungstendenz abzuändern. Wie ein Vergleich der Abb. 1—3 mit den früher wiedergegebenen Photographien der *hirsutum*-Sippenbastarde zeigt, gelingt dies auch nicht durch Einlagerung der verschiedensten *parviflorum*-Genome. Die Störungsreihen, die durch Sippenkreuzung und Artbastardierung entstehen, unterscheiden sich nur in quantitativer Weise. Bei den Sippenkreuzungen liegt die Reihe in einem schwächer gestörten Bereich und erreicht die Letalität erst bei Kreuzung mit den stark abweichenden südafrikanischen Sippen. Die schlechte Keimfähigkeit der *parviflorum*-Bastarde zeigt, daß hier die Reihe in überwiegendem Maße in diesem letalen Bereich liegt und nur in Ausnahmefällen schwächere Störungsgrade erreicht. Es zeigt dies, daß die reziproken Unterschiede

a

Abb. 3. Verschieden stark gestörte hirsutum Jena ♀ × parviflorum-Kreuzungen (Frühjahrsaussaaten am 20. VII. 1942) a) schwächer gestörte Kreuzungen bei Verwendung folgender parviflorum-Sippen als Vater (von links nach rechts) parv. Crailsheim, parv. Enztal, parv. Rentweinsdorf und parv. Weinbergsee.



↑

Abb. 3 b. Stark gestörte Kreuzungen (1/2 natürlicher Größe), oben Kreuzung mit parv. Scheßlitz, unten links mit parv. Unter-Eggingen, parv. Kölleda (↑) und rechts mit parv. Eilenriede.

mit der Abnahme der verwandtschaftlichen Beziehungen zunehmen. Die Tatsache, daß in alle Kreuzungen das gleiche Plasmon eingeführt wurde, beweist jedoch, daß die Zunahme der reziproken Unterschiede nicht auf einer Zunahme der plasmatischen Unterschiede beruht, sondern daß die in stärkerem Maße abweichenden Genome in höherem Grade die reziproken Unterschiede auslösen.

Die erhebliche Zunahme der reziproken Unterschiede bei der *parviflorum*-Artkreuzung gegenüber den *hirsutum*-Sippenkreuzungen, die aber bei den Kreuzungen mit *hirsutum* München und Coimbra völlig in Wegfall kommen, gibt nicht die Möglichkeit, die kennzeichnenden Eigenheiten des Jena-Plasmons mit dem Plasma der Art *E. parviflorum* in Beziehung zu bringen. Das Plasma der *hirsutum*-Sippe Jena kann weder durch die Beimischung von *parviflorum*-Plasma infolge Übertritt von Pollenschlauchplasma noch durch Übertragung eines *hirsutum*-Genoms in dieses Plasma entstanden sein.

D. Die bei den Kreuzungen auftretenden, im wesentlichen genisch bedingten Wuchsunterschiede.

Das bei Betrachtung der reziproken Unterschiede verhältnismäßig einfache und klare Bild wird nun durch das Auftreten der verschiedensten im wesentlichen genisch bedingten Wuchsunterschiede kompliziert. Es konnte hier nicht die Absicht sein, diese den Habitus der Bastarde bestimmenden Gene genauer zu analysieren. Es sollen aber doch die wesentlichsten Wuchstypen insoweit kurz beschrieben werden, als dies für die Frage nach der Plasmawirkung und zum Verständnis der später zu beschreibenden Abänderungen (Michaelis u. Ross 1943) notwendig ist. Es seien dabei ähnliche Wuchstypen gemeinsam besprochen, ohne daß damit zum Ausdruck gebracht werden soll, daß diese auf gleiche oder ähnliche Weise entstanden sein müssen.

Nur eine verhältnismäßig kleine Anzahl von *parviflorum*-Sippen gibt bei Kreuzung mit allen 3 hirsuta normale Bastarde. Sie sind in Tabelle I (Spalte 8) mit n (= normal) bezeichnet. Die Gewächshauspflanzen werden etwas über 1 m hoch, sie haben große, flache Blätter und wohlausgebidete, fertile Blüten (vgl. Tabelle V, sowie Abb. 5 rechts). Die weiteren Unterschiede zwischen diesen Kreuzungen sind gering und ohne Bedeutung.

Demgegenüber gibt eine Gruppe von *parviflorum*-Kreuzungen, die in Tabelle I als Merças-Typ[1]) bezeichnet ist, auffällige Blattstörungen. Zum Unterschied gegenüber ähnlichen Blattverbildungen manifestieren sie sich bei Kreuzung mit allen 3 hirsutum-Sippen. Sie fehlen nur

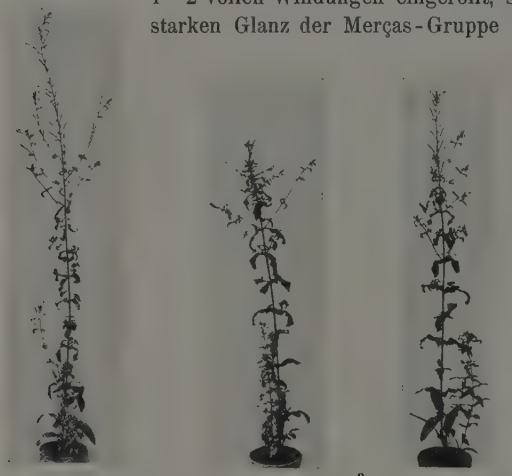
1) In Spalte 8 durch Höhenmessungen gekennzeichnet.

bei den extrem gestörten Bastarden der *hirsutum* Jena♀ × *parviflorum*-Kreuzung. Besonders stark manifestiert sich der Merças-Typ bei Kreuzung mit *hirsutum* München, etwas schwächer mit *hirsutum* Jena und am schwächsten mit *hirsutum* Coimbra. Es ist möglich, daß kleine Manifestations-Unterschiede auch noch dadurch entstehen, daß sich der Merças-Typ etwas deutlicher im *hirsutum*-Plasma als in der reziproken Kreuzung manifestiert, doch ließen sich diese kleinen Unterschiede an den verhältnismäßig geringen Individuenzahlen nicht sichern. Auf diese Weise manifestiert sich eine deutliche Blatteinrollung der *parviflorum* Tilsit-Bastarde (Abb. 4a links). Sie ist mit einer schwach gelbgrünen Färbung, aber völlig normaler Wuchshöhe verbunden. Bei den Kreuzungen mit *parviflorum* Scheßlitz ist dieselbe Blatteinkrümmung verbunden mit einer stärkeren Vergilbung, mit einer schwachen Sproßstauchung und mit verkleinerten, herabgesetzt fertilen Blüten. (Abb. 4a rechts.) Die *parviflorum*-Sippe Kölleda gibt kleine, verzwergte Bastarde mit stark eingerollten, glänzenden und frühzeitig vergilbenden Blättern. Diese Pflanzen kommen nicht mehr zur Blüte (Abb. 4b). Die Bastarde der Sippe Merças schließlich werden höchstens 4 cm hoch, vergilben frühzeitig unter starker Anthocyanbildung und sterben bis zum Juli ab (Abb. 4c). Diese Eigentümlichkeiten der Gewächshauspflanzen sind im Freiland wesentlich verstärkt ausgebildet.

Ein anderer Wuchstyp sei nach der Sippe Foissy bezeichnet (Tabelle I, Spalte 12—13). Ihm gehören noch die Bastarde der *parviflorum*-Sippen Boxbrunn, vielleicht auch Sulza und Kopenhagen an. Der Typ manifestiert sich ebenfalls in der Kreuzung mit *hirsutum* München und Coimbra, ist aber im Coimbra-Bastard stärker ausgeprägt. Er äußert sich in einer ± herabgesetzten Wuchsintensität, in von Anfang an gelbgrünen, bald vergilbenden Blättern, die scheinbar am Stengel herabhängen. Es handelt sich dabei jedoch um die Auswirkung eines ausgesprochenen positiven Geotropismus. An den Pflanzen mit stärkerer Ausprägung des Wuchstypus faulen besonders leicht Wurzelhals und ältere Blätter, so daß es nur mit Mühe gelang, einzelne Pflanzen bis zur Ausbildung einiger Blüten am Leben zu erhalten (Abb. 5).

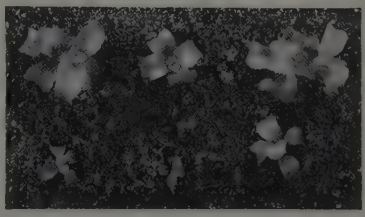
Eine weitere Gruppe von Bastarden, die nach dem *parviflorum* Eilenriede-Bastard benannt sei (Tabelle I, Spalte 10—11), erinnert in manchen Eigenschaften an den Merças-Typ. Er unterscheidet sich von diesem grundsätzlich darin, daß er sich nur in der *parviflorum* × *hirsutum* Jena-Kreuzung manifestiert, während die *hirsutum* München- und Coimbra-Bastarde normal sind. Bei extremster Manifestierung (Abb. 6) werden die Pflanzen 2—10 cm hoch, zeigen aber keinerlei Ab-

sterbeerscheinungen. Die Blätter sind nach unten schneckenförmig in 1—2 vollen Windungen eingerollt, sie besitzen nicht den starken Glanz der Merças-Gruppe und vergilben meist auch nicht. Bei schwächerer Ausprägung kommt zuerst die Blattrollung, später erst die Sproßstauchung in Weg-



a

b



c

Abb. 4. Merças-Wuchstyp

a) obere Reihe von links:
hirs. Coimbra × parv. Tilsit
hirs. Coimbra × parv. Scheßlitz u. reziprok
parv. Scheßlitz × hirs. München (gleiche Verkleinerung)

b) mittlere Reihe:
parv. Kölleda × hirs. Coimbra
hirs. München × parv. Kölleda u. reziprok

c) unten:
parv. Merças × hirs. München

fall. Die ebenfalls noch sehr kleinen Bastarde der *parviflorum*-Sippen Kopenhagen und Sulza haben zwar noch verkleinerte Blätter, die aber nur leicht nach unten eingebogen sind. Bei den Kreuzungen mit den

parviflorum-Sippen Krummer See und Müncheberg (Abb. 7) sind die Blätter nicht mehr eingerollt, die Pflanzen aber deutlich gestaucht. Bei anderen Bastarden, z. B. mit *parviflorum* Neustadt und Skalatal II, läßt sich im Jena-Bastard nur mehr eine kleine Verminderung der Pflanzenhöhe feststellen.

Die bei einzelnen dieser *parviflorum* × *hirsutum* Jena-Bastarde auftretenden Stauchungen erinnern bei oberflächlicher Betrachtung stark an die Stauchungen, die für viele *hirsutum*-Sippen-Bastarde mit dem *hirsutum* Jena-Plasma so kennzeichnend sind. Es fehlen aber neben der Stauchung alle übrigen, für das Jena-Plasma typischen Entwicklungsabweichungen, wie die dunklere Blattfärbung, der durch Ausfall der Behaarung entstehende Glanz, die Blattwellung, die sonst fast regelmäßig vorhandene Melierung, die durch anatomische Störungen entstehenden Blattfleckungen und Blattdeformationen, sowie die starke Beeinflußbarkeit durch die verschiedensten Umweltbedingungen. So vermag die im wesentlichen wohl genisch bedingte Stauchung auch nicht zu einer Ausgleichung der reziproken Unterschiede zu führen (Abb. 7).

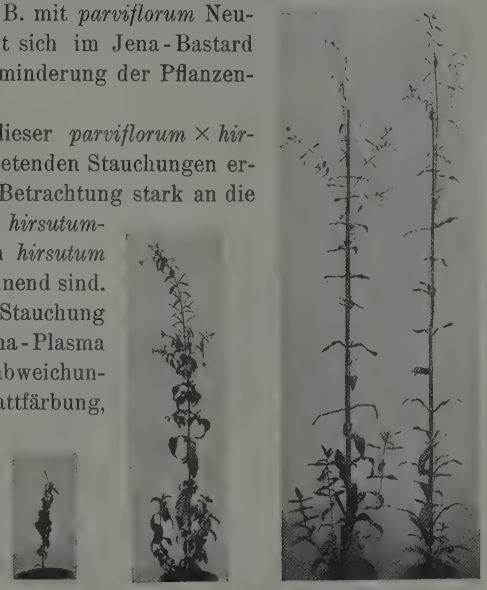


Abb. 5 von rechts nach links:
hirs. München × parv. Weinbergsee u. reziprok. Foissy-Wuchstyp:
hirs. Coimbra × parv. Sulza
hirs. Coimbra × parv. Foissy (gleiche Verkleinerung!)

Abb. 6. Im wesentlichen genisch bedingte Blattrollungen des parv. Eilenriede × hirs. Jena- (links), resp. parv. Pyrgos × hirs. Jena-Bastardes.

Schließlich sei erwähnt, daß die in Tabelle I, Spalte 8 mit einem U gekennzeichneten *parviflorum*-Sippen bei Kreuzung mit *hirsutum* München Pflanzen ergeben, die zwar einen

normalen Wuchs besitzen, die aber infolge geringerer Standfestigkeit im Gewächshaus umfallen (Abb. 8). Ihre Blätter sind schwach olivgrün gefärbt. Im Freiland haben dieselben Kreuzungen eine normale Standfestigkeit, sind aber durch eine verzögerte Entwicklung gekennzeichnet, die sich in Höhenreduktion und verzögerter Blütezeit äußert. In der Coimbra-Kreuzung manifestieren sich diese Eigenschaften nicht.

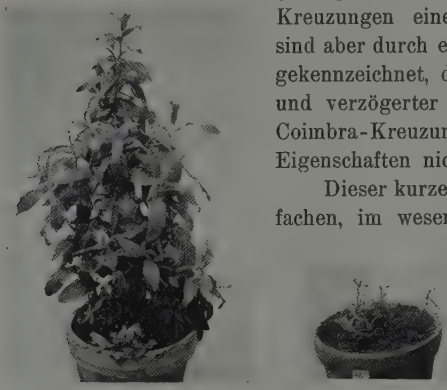


Abb. 7. Reziproker Bastard hirs. Jena × parv. Müncheberg. Der parv. × hirs.-Bastard (links) mit im wesentlichen genisch bedingter Stauchung.

Abb. 8. Von links nach rechts: hirs. München × parv. Tübingen und reziprok parv. Ruga Bora × hirs. München. Bastarde mit geringer Standfestigkeit.

Dieser kurze Überblick über die mannigfachen, im wesentlichen genisch bedingten Wuchsunterschiede mag genügen. Einzelne Aufspaltungen infolge Heterozygotie der verwendeten *parviflorum*-Sippen weisen auf komplizierte, polygene Grundlagen hin. Bestimmte Beziehungen zwischen den verschiedenen Wuchstypen und dem Störungsgrad im Jena-Plasma wurden nicht gefunden. Auffallend ist, daß die Unterschiede, die im Erbgut der zahlreichen *parviflorum*-Sippen bestehen müssen, sich in den *hirsutum*-Kreuzungen nicht stärker auswirken, sondern immer wieder zu ähnlichen Entwicklungsstörungen führen, zu Entwicklungsstörungen, wie sie auch für andere Artkreuzungen, z. B. für den *hirsutum* × *montanum*-Bastard, kennzeichnend sind.

II. Die Kreuzungen mit *E. montanum*.

Eine ähnliche Versuchsreihe wie die soeben beschriebene wurde auch mit der Art *Epilobium montanum* durchgeführt, indem die beiden

hirsutum-Sippen Jena und München mit 26 verschiedenen *montanum*-Sippen gekreuzt wurden[1]). Die verschiedenen *montanum*-Sippen sind in Tabelle VI (S. 20) angeführt, in der auch die Ansatz- und Keimverhältnisse angegeben sind.

Der Fruchtansatz ist ganz allgemein sehr schlecht. Besonders wenig Samen werden erhalten, wenn *E. montanum* als Mutter verwendet wird. Dabei ist der Ansatz eher besser, wenn *hirsutum* Jena als Vater dient.

Die Keimung ist ebenfalls außerordentlich schlecht, so daß trotz der zahlreichen Bestäubungen nur wenig Pflanzen erhalten wurden. Die Kreuzungen mit dem Plasma der *hirsutum*-Sippe Jena geben überhaupt keine keimfähigen Samen, obwohl, nach der Kreuzung mit *hirsutum* München zu urteilen, die Keimung wesentlich besser ist, wenn die Samen auf *E. hirsutum* heranreifen. Dieses Ergebnis ist nur unter der Annahme verständlich, daß die Embryonenletalität, die bei den *hirsutum*-Sippenkreuzungen nur in einzelnen Fällen auftritt und bei den *parviflorum*-Bastarden schon sehr häufig ist, bei den *montanum*-Kreuzungen ganz allgemein um sich greift. Der *hirsutum* × *montanum*-Bastardkern ist im Jena-Plasma nicht lebensfähig. Es wird noch an anderer Stelle zu zeigen sein, daß ein gleiches Ergebnis bei den *hirsutum* Jena × *roseum*-Kreuzungen erhalten wird. Damit wird der Nachweis geliefert, daß das abweichende Plasma der *hirsutum*-Sippe Jena auch kein *E. montanum* und kein *E. roseum*-Plasma sein kann.

Ausführlichere Untersuchungen über die reziproken Unterschiede der *hirsutum* München × *montanum*-Bastarde waren nicht möglich, da es wegen der schlechten Ansatz- und Keimverhältnisse nur in 3 Fällen gelang, reziproke Bastarde aufzuziehen. Es ist aber bemerkenswert, daß unter den *hirsutum* München × *montanum*-Bastarden reziproke Unterschiede sehr verschiedenen Ausmaßes auftreten können. Während solche beim *hirsutum* München × *parviflorum*-Bastard nicht gefunden wurden. Die Kreuzung mit *montanum* Hardanger ist reziprok annähernd gleich, die Pflanzen sind in beiden reziproken Kreuzungen normal groß und haben fertile Blüten. Es besteht höchstens darin ein kleiner Unterschied, daß sich die Antheren der *hirsutum* × *montanum*-Kreuzung etwas später öffnen und etwas mehr toten Pollen enthalten. Die Kreuzung mit *montanum* Kopenhagen ist dagegen deutlich reziprok verschieden. Beide reziproke Kreuzungen zeigen Wuchsstörungen, die aber im *hirsutum* München-Plasma wesentlich stärker sind. Die Pflanzen werden hier nur 8 statt 15 cm hoch und sterben wesentlich früher ab. Bei diesen

1) Für die Durchführung der Kreuzungen bin ich Frl. Dr. v. Dellingshausen zu Dank verpflichtet.

Tabelle VI.

Bezeichnung der *mont.* Sippen	Herkunft	Sammler	Kreuzung mit *hirsutum* Jena: Jena ♀ Bestäubungen	Jena ♀ Durchschnittl. Samenzahl pro Fruchtknoten	Jena ♀ Keim-%	Kreuzung mit *hirsutum* Jena: *mont.* ♀ Bestäubungen	*mont.* ♀ Durchschnittl. Samenzahl pro Fruchtknoten	*mont.* ♀ Keim-%	Kreuzung mit *hirsutum* München: München ♀ Bestäubungen	München ♀ Durchschnittl. Samenzahl pro Fruchtknoten	München ♀ Keim-%	*mont.* ♀ Bestäubungen	*mont.* ♀ Durchschnittl. Samenzahl pro Fruchtknoten	*mont.* ♀ Keim-%
Uppsala	Schweden	Botanischer Garten Uppsala	5	0	—	7	2.1	87	6	18.3	58	6	0	—
Lund	„	„ „ Lund	16	0	—	13	7.7	1	16	0	—	18	2	42
Hardanger	Norwegen	„ „ Oslo	9	0	—	10	0	—	10	10.5	83	13	3.5	13
Kopenhagen I	Dänemark	„ „ Kopenhagen	8	16.3	0	9	3.3	67	9	3.3	93	8	0	—
„ II	„	„ „ „	9	10.0	0	9	0	—	9	9.8	65	9	6.6	13
„ III	„	„ „ „	2	21.5	0	2	0	—	2	0	—	3	0	—
Kew	England	„ „ Kew	10	2	0	11	9.0	0	11	0	—	8	0	—
Claygate	„	B. Schafer, London	4	0	—	4	0	—	2	17.5	77	1	0	—
Leyden	Holland	Botanischer Garten Leyden	5	0	—	6	0	—	11	13.6	47	9	0	—
Nantes	Frankreich	„ „ Nantes	3	26.7	0	2	0	—	4	10	98	1	0	—
Lockstedt	Schleswig-Holstein	stud. R. Harms, Lockstedt	4	0	—	2	0	—	2	0	—	2	10	0
Jever	Oldenburg	Oberlehrer Peters, Jever	3	15.0	0	—	—	—	2	8.5	88	—	—	—
Pyrmont	Prov. Hannover	H. Pietzko, Müncheberg	2	0	—	—	—	—	4	0	—	3	0	—
Müncheberg	Mark Brandenburg	1933 gesammelt (vgl. Michaelis u. Wertz 1935)	6	20.0	0	11	0	—	10	8.5	59	8	0.8	0
Milzig	Schlesien	R. Merlich, Milzig	6	0	—	1	0	—	4	4.8	100	1	0	—
Schneeberg	Erzgebirge	Studienrat Dr. Dachselt, Sch.	9	8.9	0	1	0	—	3	0	—	1	0	—
Weferlingen I	Prov. Sachsen	W. Potthoff, Weferlingen	3	26.3	0	2	0	—	2	25.0	26	1	25	4
„ II	„ „	„ „ „	2	35.0	0	—	—	—	2	40.0	63	—	—	—
Harriehausen	Südharz	Lehrer Lampe, Harriehausen	3	18.3	0	1	0	—	3	23.3	63	2	0	—
Waldhilsbach	Odenwald	M. Engelhardt, Ludwigshafen	3	0	—	3	0	—	2	0	—	3	0	—
Oppenau	Schwarzwald	H. Eigel, Karlsruhe	2	0	—	—	—	—	2	0	—	1	0	—
München	Bayern	Bot. Garten M. (vgl. Michaelis u. Wertz 1935)	7	4.3	0	6	16.7	26	9	4.4	50	6	0	—
Obersalzberg	Oberbayern	Studienassessor Dr. R. Herzog, Berchtesgaden	4	0	—	2	0	—	—	—	—	—	—	—
Kecsebag	Ungarn	W. v. Wettstein, Karlsruhe	16	2.2	0	14	10	47	14	4.3	0	7	11.4	0
Jassy I	Rumänien	Botanischer Garten Jassy	12	7.9	0	10	2.5	0	9	2.8	80	13	0	—
„ II	„	„ „ „	12	2.1	0	11	9.1	0	10	1.0	50	8	1.9	0
26 Sippen			Σ165	6.1	0	137	4.5	17.7%	158	6.4	60.0%	132	2.2	10.5%

im *hirsutum* München-Plasma auftretenden reziproken Unterschieden handelt es sich nur um eine Verringerung der Pollenfertilität, der Pflanzenhöhe und ihrer Lebensfähigkeit. Irgendwelche für das *hirsutum* München-Plasma spezifische neue Merkmale, wie sie im *hirsutum* Jena-Plasma auftreten, fehlen.

Die bei der *hirsutum* × *montanum* Kopenhagen- und bei vielen anderen *montanum*-Kreuzungen auftretenden Entwicklungsstörungen erinnern in hohem Maße an die Störungen, die auch an den *parviflorum*-Bastarden beobachtet wurden und die dort als im wesentlichen genisch bedingt erkannt wurden. Es sind dieselben ± starken Einrollungen der Blätter, die mit einer Verkleinerung und Vergilbung der Blattfläche und mit einer allgemeinen Wuchsminderung verbunden sind. Solche genisch bedingten Entwicklungsstörungen an den *hirsutum-montanum*-Bastarden sind schon früher abgebildet worden (Michaelis — Wertz 1935). Abb. 5 dieser früheren Veröffentlichung gibt einen normalen *hirsutum* × *montanum*-Bastard (Sippe Müncheberg), Abb. 3 einen relativ stark gestörten Bastard mit der *montanum*-Sippe München. Ein Vergleich dieser Abbildungen mit Fig. 4 und 6 zeigt die große Ähnlichkeit dieser Störungen bei *parviflorum*- und *montanum*-Bastarden.

Schluß.

In den Bastardierungsversuchen der *hirsutum*-Sippen Jena, München und Coimbra mit den verschiedensten Sippen der Arten *parviflorum* und *montanum* entstehen größte reziproke Unterschiede nur, wenn die *hirsutum*-Sippe Jena als Mutter in die Kreuzung eingeführt wird. Daraus ist zu schließen, daß das Plasma dieser *hirsutum*-Sippe Jena von den Plasmen der beiden anderen Arten in weit höherem Maße verschieden ist als das der anderen *hirsutum*-Sippen. Wenn man annehmen will, daß die plasmatischen Unterschiede der *hirsutum*-Sippen durch Beimischung anderer Artplasmen entstanden sind, so müßte man annehmen, daß die Sippe Jena das ursprüngliche *hirsutum*-Plasma besitzt, die übrigen Sippen aber sowohl *montanum*- wie *parviflorum*-Plasma enthalten, eine Annahme, die abzulehnen ist. Das abweichende plasmatische Erbgut der Sippe Jena kann also nicht durch Beimischung von *parviflorum*- und *montanum*-Plasma entstanden sein oder gar mit ihm identisch sein. Da eine ähnliche Versuchsreihe mit Sippen der Art *E. roseum* ähnliche Ergebnisse zeitigt, so steigt die Wahrscheinlichkeit, daß dieser Schluß auch für die übrigen *Epilobium*-Arten gültig ist. Das Jena-Plasmon, das von dem der übrigen Sippen in so hohem Maße abweicht, wird also aus einem typischen *hirsutum*-Plasmon entstanden

sein und phylogenetisch jünger sein, als die Art *E. hirsutum*. Wie diese Abänderung entstanden ist, muß offen bleiben, wenn auch letzten Endes eine Abänderung der das Plasmon zusammensetzenden Einheiten gefordert werden muß.

Die Versuche zeigen weiterhin, daß es auch durch die Einkreuzung der verschiedensten *parviflorum*-Gene nicht möglich ist, die an das *hirsutum*-Jena-Plasma gebundene und mit ihm vererbte, kennzeichnende Entwicklungstendenz abzuändern. Auch die *parviflorum*-Gene vermögen diese Entwicklungstendenz nur in verschiedenem Grade auszulösen, sie aber nicht abzuändern.

Die Versuche geben weiterhin ein eindrucksvolles Beispiel, daß es nicht möglich ist, aus der Größe der reziproken Unterschiede ohne weiteres Schlüsse zu ziehen über die Unterschiede des plasmatischen Erbgutes. Wenn zum Beispiel in anderen Versuchen bei Artbastarden größere reziproke Unterschiede entstehen als bei Sippenkreuzungen, so kann dies auf einer wechselnden Größe der Plasmaunterschiede beruhen, ebensogut aber auch auf einer verschieden stark auslösenden Wirkung der verwendeten Genome bei gleichen oder sogar geringeren Plasmaunterschieden. Diese Beziehungen zeigen aber auch, daß ein Fehlen von reziproken Unterschieden nicht durch ein Fehlen plasmatischer Unterschiede begründet sein muß, sondern auf dem Fehlen auslösender Gene beruhen kann.

Zusammenfassung.

1. Es werden Beobachtungen und Messungen an folgenden reziproken *Epilobium*-Kreuzungen besprochen: 3 *E. hirsutum*-Sippen mit 36 *parviflorum*-Sippen, 2 *hirsutum*- mit 26 *montanum*-Sippen, *luteum* mit 3 *hirsutum*- und 8 *parviflorum*-Sippen.
2. Es treten zahlreiche verschiedene Wuchstypen auf, die, im wesentlichen genisch bedingt, sich in den Kreuzungen der einzelnen Sippen verschieden manifestieren, sich aber bei den Artkreuzungen wiederholen.
3. Reziproke Unterschiede fehlen beim *hirsutum* Coimbra und München × *parviflorum*-Bastard, obwohl solche auf Grund der *hirsutum-luteum* und *luteum-parviflorum*-Kreuzung zu erwarten wären.
4. Die reziproken Unterschiede sind sehr groß, wenn *hirsutum* Jena Mutter ist. Es läßt sich dieselbe Entwicklungsreihe wie bei den *hirsutum*-Sippenkreuzungen feststellen, die von Heterosis über ± starke Störungen zu Embryonenletalität führt. Sämtliche *montanum*-(u. *roseum*-)Kreuzungen sind im Jena-Plasma nicht lebensfähig. Die Art der Entwicklungsstörungen und ihre Modifizierbarkeit ist bei den

Artkreuzungen dieselbe wie bei den Sippenkreuzungen.

Daraus ergibt sich:

a) daß die von dem plasmatischen Erbgut bedingte Entwicklungstendenz in ihrer Art genunabhängig ist und auch die Gene der untersuchten Arten sie nur quantitativ auslösen.

b) Vorhandensein und Größe der reziproken Unterschiede ist nicht nur von Plasmaunterschieden abhängig, sondern ebenso von Genen, die die Manifestation dieser Unterschiede auslösen.

c) Das von dem der meisten *Hirsuta* abweichende Plasmon der Sippe Jena kann kein Plasmon der Arten *parviflorum*, *montanum* (und *roseum*) sein, sondern ist wahrscheinlich durch Abänderung eines *hirsutum*-Plasmons entstanden.

Literaturverzeichnis.

MICHAELIS, P., Über den Einfluß von Kern und Plasma auf die Vererbung. Biologisches Zentralblatt, **49,** 1929, 302—316. — Ders., Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. II. Die Bedeutung des Plasmas für die Pollenfertilität des *Epilobium-luteum-hirsutum*-Bastardes. Zeitschr. f. ind. Vererb. Lehre, **65,** 1933, 1—71, 353—411. — Ders. und E. WERTZ, VI. Vergleichende Untersuchungen über das Plasmon von *Epilobium hirsutum*, *E. luteum*, *E. montanum* und *E. roseum*. Zeitschr. f. ind. Vererb.Lehre, **70,** 1935, 138—157. — Ders., Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. I. Die reziprok verschiedenen Bastarde der *Epilobium hirsutum*-Sippe Jena. Zeitschr. f. ind. Vererb. Lehre, **78,** 1940, 187—222. — Ders., II. Zum Nachweis des Plasmons der Sippe Jena. Zeitschr. f. ind. Vererb.Lehre, **78,** 1940, 223—237. — Ders., III. Über die genischen Grundlagen der im Jena-Plasma auftretenden Hemmungsreihe. Zeitschr. f. ind. Vererb.Lehre, **78,** 1940, 295—337. — Ders. und M. v. DELLINGSHAUSEN, IV. Weitere Untersuchungen über die genischen Grundlagen der extrem gestörten Bastarde der *hirsutum*-Sippe Jena. Zeitschr. f. ind. Vererb.Lehre, **80,** 1942, 373—428. — Ders., V. Über die Bedeutung der Genquantität für die Manifestation reziproker Unterschiede. Zeitschr. f. ind. Vererb.Lehre, **80,** 1942, 429—453. — Ders., VI. In welcher Weise sind an der Manifestation der im Jena-Plasma auftretenden Entwicklungstendenz die Gene dieser Sippe beteiligt? Zeitschr. f. ind. Vererb.Lehre, **80,** 1942, 454—499. — Ders., Experimentelle Untersuchungen über die geographische Verbreitung von Plasmon-Unterschieden und der auf diese Unterschiede empfindlichen Gene, sowie deren theoretische Bedeutung für das Kern-Plasma-Problem. Biol. Centralbl., **62,** 1942, 170—186.

Untersuchungen an reziprok verschiedenen Artbastarden bei Epilobium.

II. Über Abänderungen an reziprok verschiedenen und reziprok gleichen Epilobium-Artbastarden.

Von **P. Michaelis** und **H. Roß.**

(Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Erwin-Baur-Institut, Müncheberg-Mark)

Mit 20 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Nachdem bei *Epilobium* eine Vererbung der plasmatischen Reaktionsnorm durch das Plasma in einem Falle über zur Zeit mindestens 21 Generationen, in zahlreichen anderen Fällen über mehr als 6 Generationen bewiesen wurde (Michaelis 1938, 1940), nachdem in zahlreichen Versuchen das Zusammenwirken von plasmatischen und genischen Erbträgern in großen Zügen klargestellt wurde (Michaelis 1940, 1942, I—VI) und nachdem Unterschiede im plasmatischen Erbgut bei kleinsten systematischen Einheiten gefunden wurden (Michaelis 1938, 1942), die ganz bestimmte geographische Beziehungen aufweisen, rückt die Frage nach der Entstehung und der Natur dieser plasmatischen Unterschiede immer mehr in den Mittelpunkt des Interesses.

Während der Versuche über die Plasmavererbung ergaben sich mehrfach Anknüpfungspunkte, an die Untersuchungen über die Entstehung plasmatischer Erbunterschiede angesetzt werden können. Es wurde schon frühzeitig festgestellt, daß das plasmatische Erbgut durch einen in das Zellplasma eingelagerten fremden Kern um ein Geringes abgeändert werden kann (Michaelis 1933, 1938). Zu gegebener Zeit werden weitere Versuche zu diesem Punkte vorgelegt werden. Weitere Hinweise über die Abänderbarkeit des plasmatischen Erbträgers ergaben sich aus der Untersuchung eines umfangreichen Sippen-Sortimentes der Art *E. hirsutum*. Es lassen sich verschiedene Teilareale des Verbreitungsgebietes dieser Art durch ganz bestimmte plasmatische Erbunterschiede kennzeichnen, die infolge der hohen Schwimm- und Flugfähigkeit der Samen zwar nicht durch scharfe Grenzen geschieden

sind, aber sich doch durch eine deutliche Häufung von Sippen mit ähnlichem plasmatischen Erbgut erkennen lassen. Bei der Untersuchung solcher scheinbar gleichartiger Plasmen lassen sich aber immer wieder auf kleinstem Raum weitere qualitative Unterschiede feststellen, was auf eine hohe Variabilität des plasmatischen Erbgutes schließen läßt. Auch diese Versuche werden an anderer Stelle ausführlich zu besprechen sein.

Hier sollen nun Abänderungen geschildert werden, die gelegentlich an einzelnen Pflanzenteilen auftreten und dort zu einer Abänderung der Entwicklungsstörungen führen, die durch das Zusammenwirken von plasmatischem und genischem Erbgut entstehen. Diese Abänderungen sind aus mehreren Gründen von besonderem Interesse: Sie führen in den meisten Fällen zu einer Beseitigung der plasmaabhängigen Entwicklungsstörung und bringen damit die Pflanzen wieder in ein harmonisches Verhältnis zur Umwelt. Weiterhin ist wesentlich, daß an der Entstehung der Abänderungen in einem gewissen Grade auch die Umwelt beteiligt ist. Schließlich scheint derselbe Effekt sowohl auf modifikativem Wege, wie auch durch Abänderung des Erbgutes selbst entstehen zu können.

Es ist eine allgemeine Erscheinung, die bei allen Versuchen zur Plasmavererbung immer wieder in die Augen fällt, daß die in reziprok verschiedenen Bastarden vom plasmatischen Erbgut abhängigen, entwicklungsphysiologischen Reaktionen besonders leicht auch von der Umwelt modifiziert werden. Es ist so möglich, sehr erhebliche reziproke Unterschiede von Art- und Sippenkreuzungen durch Behandlung mit geeigneter Temperatur und Photoperiode völlig zum Verschwinden zu bringen (Michaelis 1940, I, Ross 1941). Ross wird über solche Versuche noch ausführlicher berichten. Der Weg zu dieser Beseitigung der reziproken Unterschiede führt über eine Abänderung des Redoxsystems und über eine Verschiebung der Kohlehydratbilanz der Pflanze. Diese Abänderungen sind rein modifikativer Natur: der Neuzuwachs spricht sofort auf die entsprechenden momentan herrschenden Umweltbedingungen an.

Daneben können aber dieselben Bedingungen eine länger andauernde Wirkung besitzen. Eine Keimstimmung durch Behandlung der keimenden Samen (Michaelis 1939), ja sogar des auf der Mutterpflanze heranwachsenden Embryos (Michaelis u. v. Dellingshausen 1942, IV) kann eine ± starke Beeinflussung der reziproken Unterschiede für die ganze nächste Vegetationsperiode zur Folge haben. Ein weiteres besonders eindrucksvolles Beispiel für derartige Nachwirkungen sind die

schon früh an Artbastarden (Michaelis — Wertz 1935, S. 144) und Sippenkreuzungen (Michaelis 1940. I, III; 1942, IV) beobachteten „Rückschlagssprosse". Sie entstehen in der Achsel von Rosettenblättern, die im Winter oder Frühjahr niederen Temperaturen und Kurztag ausgesetzt waren und infolge dieser Behandlung die reziproken Unterschiede verloren hatten. Während nun der Zuwachs des Hauptvegetationspunktes sofort auf die sommerlichen Temperaturen und Photoperiode mit ± starken Entwicklungsstörungen anspricht, behalten die Achselsprosse der Rosettenblätter den geringen Hemmungsgrad dieser Blätter für die ganze Vegetationsperiode ± bei. Diese Nachwirkung geht über eine Induktion der Achselsprosse zu Ausläufern und weiterhin über eine starke Kohlehydratspeicherung in den Achsen, also auf ähnlichem Wege, wie bei der direkten Wirkung der Temperatur und Tageslänge. Mit der Unterbrechung der Kohlehydratzufuhr durch Stecklingsbildung und Verbrauch der Kohlehydratreserven treten aber stets wieder die typischen Entwicklungsstörungen auf (Ross 1943). Auch wird die Nachwirkung von Temperatur und Tageslänge, vielleicht bis auf eine unwesentliche Nachwirkung im Sinne der oben erwähnten Keimstimmung heranreifender Embryonen, durch die Befruchtung unterbrochen. Damit erfolgt auch keine Vererbung auf die nächste Generation.

Nun hat Brücher (1940) an einem *hirsutum* × *parviflorum*-Bastard ganz ähnliche „Rückschlagssprosse", die er „Normalisierungen" nennt, beschrieben, die aber bei sonstiger Gleichheit mit den Nachwirkungen an Ausläufertrieben ihre Eigenschaften weiter vererben. Ziemlich gleichzeitig traten in unseren Kulturen sowohl an Sippen- wie an Artkreuzungen solche Normalisierungen in großer Zahl auf. H. Brücher hatte die Liebenswürdigkeit, uns sein Material zu überlassen, so daß auch seine Versuche in größerem Maßstabe wiederholt werden konnten. Dabei stellte sich heraus, daß auch diese „Normalisierungen" durch bestimmte Umweltsbedingungen ausgelöst werden (Ross 1942). Im weiteren ergab sich einerseits eine Bestätigung der Befunde Brüchers, andererseits aber zahlreiche weitere Komplikationen, die eine ausführlichere Besprechung notwendig erscheinen lassen, auch wenn die Prüfung des genetischen Verhaltens wegen der durch die Sterilitätsverhältnisse bedingten Schwierigkeiten noch aussteht.

Im folgenden seien nun die Abänderungen an den *Epilobium*-Artbastarden (Michaelis I, 1943) ausführlicher geschildert. Die Änderungen an den *E. hirsutum*-Sippenbastarden werden in einer weiteren Veröffentlichung zu besprechen sein. Dort soll auch eine ausführlichere Diskussion der hier beschriebenen Beobachtungen erfolgen.

I. Die Abänderungen an den *hirsutum* Jena ♀ × *parviflorum*-Bastarden.

In einer vorhergehenden Veröffentlichung (Michaelis 1943, I) wurden die außerordentlich großen reziproken Unterschiede besprochen, die bei der Kreuzung der *hirsutum*-Sippe Jena mit den verschiedensten *parviflorum*-Sippen gefunden wurden. Es war nun sehr auffallend, daß an den sehr stark gestörten Pflanzen in großer Zahl Sprosse auftraten, die sämtliche Entwicklungsstörungen verloren hatten und damit völlig dem reziproken Bastard glichen (Abb. 1). Diese „normalisierten" Sprosse behielten auch als Stecklinge ihren normalen Wuchs bei, und es ließen sich an ihnen die früheren Entwicklungsstörungen nicht wieder hervor-

Abb. 1. Eine Pflanze der Februaraussaat *hirs.* Jena × *parv.* Rentweinsdorf zwischen zwei Pflanzen der Septemberaussaat mit zahlreichen Normalisierungen.

rufen. Es kann kein Zweifel bestehen, daß diese Sprosse den „Normalisierungen" analog sind, die Brücher (1940) am *hirsutum* Essen × *parviflorum*-Bastard beschrieben hat.

A. Häufigkeit und Auftreten der Abänderungen.

Es ist nun von größtem Interesse, daß diese in großer Zahl auftretenden Abänderungen nur in ganz bestimmten Kreuzungen und an Pflanzen mit ganz bestimmter Vorbehandlung aufgetreten sind. Tabelle I gibt die Einzelheiten wieder, wobei in bezug auf die Schilderung des Störungsgrades der Bastarde und in bezug auf die Behandlung der Pflanzen auf die vorhergehende Veröffentlichung (Michaelis 1943, I) verwiesen sei. Leider sind die Pflanzenzahlen wegen des geringen Samenansatzes und der besonders schlechten Samenkeimung der Kreuzungen nicht sehr groß. Trotzdem lassen sich mit ziemlicher Sicherheit folgende zwei Schlüsse aus dieser Tabelle ableiten.

Tabelle 1.

hirsutum Jena ♀ × *parviflorum*-Sippe ♂:	Hemmungsgrad	Frühjahrs-Aussaat		Herbst-Aussaat			
		Pflanzenzahl	Zahl d. Pfl. mit Abänderungen	Pflanzenzahl	Zahl d. Pfl. mit Abänderungen	Zahl der abgeänderten Triebe (± norm. Blatteile n. berücks.)	Art der Abänderungen
Crailsheim	schwach	36	0	8	0	—	—
Enztal	„	19	0	4	0	—	—
Rentweinsdorf	stark	3	0	4	4	>25	normal, Chimäre, albomaculata, diversivirescens
Weinbergsee II	stark	3	0	3	1	> 4	normal
Oberleinleiter	stark	3	0	2	2	> 6	± norm., schwach gestört, Eilenriede-Genotyp
Sulza	stark	4	0	1	1	> 1	± normal
Müncheberg	stark	1	0	2	1	> 5	normal, ± normal, Chimäre
Pasewalk	sehr stark	0	—	†	—	—	—
Scheßlitz	„	17	0	4	0	—	—
Unter-Eggingen	„	7	0	4	0	—	—
Eilenriede	extrem	8	0	1	0	—	—
Kölleda	„	37	0	1	0	—	—
Kopenhagen	„	1	0	†	—	—	—
Krummer See	„	†	—	†	—	—	—

1. Die Abänderungen treten nur bei einzelnen Kreuzungen auf. Die Zusammenstellung der Tabelle, in der die Kreuzungen nach ihrem Störungsgrad geordnet sind, zeigt, daß die Abänderungen nicht an bestimmte, aber beliebige Genomkombinationen gebunden sind, sondern in Abhängigkeit vom Störungsgrad auftreten. Sie fehlen an den relativ kräftigen, schwach gestörten Bastarden ebenso, wie an den extrem gestörten Zwergpflänzchen. Es kann dies bedeuten, daß die Entstehung der Abänderungen an einen mittleren Störungsgrad oder an ein Genom, das diesen Störungsgrad auslöst, gebunden ist. Eine solche Annahme ist aber nicht zwingend. Es ist wahrscheinlicher, daß nur das Sichtbarwerden der Abänderungen vom Störungsgrad der Bastarde abhängig ist. Es handelt sich bei diesen Abänderungen wahrscheinlich um Abänderungen des Erbgutes, die in einzelnen Zellen vor sich gingen und zu deren Sichtbarwerden eine Entmischung von abgeänderten und typischen Zellen und Geweben notwendig ist. Dazu ist aber eine bestimmte Dauer des Wachstums und eine gewisse Differenz in der Wachstumsgeschwindigkeit der beiden Gewebearten Voraussetzung. Die Beziehungen zwischen dem Auftreten der Abänderungen

und dem Störungsgrad lassen sich nun auch damit erklären, daß bei den extrem gestörten Bastarden das Gesamtwachstum zu gering ist, um Zeit zu einer Entmischung zu geben. Bei den schwach gestörten Crailsheim- und Enztal-Bastarden ist der Störungsgrad wohl noch groß genug, um einen Kontrast zu den „normalisierten" Sprossen zu bilden, es mag aber bei den relativ starkwüchsigen Bastarden die Wachstumsdifferenz zwischen typischem und normalisiertem Gewebe für eine Entmischung nicht ausreichen.

2. Weiterhin läßt sich in der Tabelle feststellen, daß die Abänderungen nur an den Herbstaussaaten vorkommen, dort aber in großer Zahl, während sie den Februaraussaaten fehlen. An 14 vergleichbaren Pflanzen der Februar-Aussaat trat keine Abänderung auf. Bei den Herbstaussaaten, die aus den Samen der gleichen Fruchtknoten entstanden, hatten von 12 Pflanzen 9 insgesamt über 41 größere abgeänderte Triebe. Diese Abänderungen traten bei allen Pflanzen gleichzeitig von Mitte Juni an auf. Das Auftreten der Abänderungen ist hier wohl ursächlich mit den winterlichen Klimabedingungen: niedere Temperatur und Kurztag verknüpft, denn eine Erklärung durch die Wachstumsverhältnisse, wie sie bei den Beziehungen zwischen Auftreten der Abänderungen und Störungsgrad der Bastarde möglich waren, scheint hier auszuscheiden. In der langen Reihe der verschieden stark gestörten und verschieden stark wüchsigen Kreuzungen finden sich mehrfach Bastarde, bei denen die Pflanzen der Frühjahrsaussaat in ihrem Wachstum und Störungsgrad den Pflanzen der Herbstaussaat, die zahlreiche Abänderungen besaßen, glichen. Es ist demnach viel wahrscheinlicher, daß nicht die Wachstumsverhältnisse, sondern das winterliche Klima selbst die Abänderungen auslöst. Diese Beziehung muß aber ebenfalls nicht so verstanden werden, daß das Klima die Entstehung der Abänderung hervorruft. Das wäre nur notwendig, wenn man annimmt, daß den „Normalisierungen" Genabänderungen zu Grunde liegen. Dann müßte man allerdings einen Einfluß des winterlichen Klimas auf Höhe und Richtung der Mutationsrate annehmen, was aber allen bisherigen Erfahrungen widerspräche. Nimmt man aber eine außergenomatische Ursache der Abänderungen an, so könnte das Klima hier Entmischungen innerhalb der Zellen begünstigen, sei es z. B. durch eine selektive Vermehrung der verschiedenen Komponenten oder z. B. durch Förderung der Entmischung infolge einer höheren Plasmaviskosität (niedere Temperatur).

Im November und Dezember treten weiterhin an einigen Pflanzen einzelne Ausläufertriebe auf, die völlig normalisierte Rosetten bildeten

und den später zu beschreibenden Abänderungen der *hirsutum* Essen × *parviflorum*-Bastarde glichen. Das Auftreten dieser winterlichen Abänderungen an den wenigen, noch überlebenden Pflanzen war nicht auf die Herbstaussaat beschränkt, sondern es wurde auch eine Abänderung an einer aus der Februaraussaat stammenden *hirsutum* Jena × *parviflorum* Enztal-Pflanze gefunden. Damit entsprechen diese Triebe auch in der Entstehungsweise den *hirsutum* Essen × *parviflorum*-Bastarden, die bei normaler Aussaat im Sommer keine konstanten Abänderungen bilden, sondern bei denen erst im Spätherbst unter dem direkten Einfluß der winterlichen Klimabedingungen „Normalisierungen" entstehen.

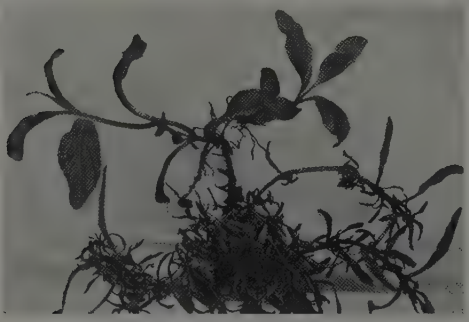


Abb. 2. Normalisierungen an der Kreuzung *hirs.* Jena × *parv.* Müncheberg.

Wenn nun auch die genaueren Ursachen des Auftretens der Abänderungen noch hypothetisch bleiben, so belegt die Beschränkung ihres Vorkommens auf ganz bestimmte Zeiten und Aussaaten doch eine Beziehung zur Umwelt, die aber nicht so gedeutet zu werden braucht, daß die Umwelt die Entstehung und Richtung der Abänderungen bedingt, sondern daß sie nur einen Einfluß auf deren Sichtbarmachung ausübt.

Die modifikativen Rückschlagssprosse der *hirsutum*-Sippenkreuzungen und die im Spätherbst gebildeten „Normalisierungen" der *parviflorum*-Bastarde entstehen regelmäßig in den Achseln der Rosettenblätter. Die im Laufe des Sommers auftretenden Abänderungen der *hirsutum* Jena × *parviflorum*-Bastarde werden dagegen an beliebigen Stellen des Sproßsystems (Abb. 2) gebildet. Meist entstehen in den Achseln stark gestörter Blätter, die keinerlei Anzeichen einer „Normalisierung" erkennen lassen, Sprosse, die von Anfang an keine Entwicklungsstörungen mehr haben (Abb. 3a). Viel seltener als dieses schlagartige Auftreten völlig normaler Triebe sind Fälle (Abb. 2 links), in denen die abgeänderten Triebe anfangs noch ± gestörte Blätter ausbilden und erst im Laufe des weiteren Wachstums die Entwicklungsstörungen verlieren. Diese schrittweise „Normalisierung" ist nun von

besonderem Interesse, weil einzelne Triebe nicht die ganze Stufenreihe von gestört zu normal durchlaufen, sondern auf einer Zwischenstufe stehen bleiben können. Man findet also außer den typischen gestörten und den völlig normalen Trieben einzelne Sprosse, die nur mehr schwach gestörte Blätter bilden. Analoge Vorgänge werden noch ausführlicher bei den *hirsutum* Essen × *parviflorum*-Bastarden zu beschreiben und zu belegen sein.

a

b

Abb. 3. Normalisierungen an der Kreuzung *hirsutum* Jena × *parviflorum* Rentweinsdorf.
a) Verzweigungssystem von unten gesehen. In der Mitte der typische stark gestörte Sproß, an dem in der Achsel eines gestörten Blattes mehrere völlig normale Sprosse (Serialsprosse!) entstanden sind.
b) Sproß mit sektorialer Verteiluug gelbgrünen und dunkelgrünen Gewebes.

B. Die unter den Abänderungen auftretenden Wuchstypen.

Die eben erwähnte stufenweise „Normalisierung" kann folgende neue Wuchstypen ergeben:

1. Sprosse mit ± nadelförmigen, dicklichen Blättern, die ähnlich, wie das bei den in typischer Weise gestörten Blättern der Fall ist, keine deutliche Lamina ausdifferenzieren, denen aber die weißgelbliche Flekkung infolge anatomischer Störungen (Gewebelücken!) fehlt und die daher eine tief dunkelgrüne Farbe haben.

2. Blätter, die dieselbe dickliche Struktur und dunkelgrüne Blattfarbe haben, die aber schon eine, wenn auch verkleinerte und verbuckelte, Lamina ausbilden,

3. Blätter, die im Ton des Blattgrüns und in der Blattdicke der reziproken Kreuzung gleichen, deren Lamina nur etwas verkleinert ist. Sie zeigen bis auf eine schwache Melierung keine Entwicklungsstörungen mehr,

4. völlig normale Blätter.

5. Diese unter 1—4 beschriebenen Blattstrukturen können nun auch unregelmäßig verteilt auf einem Blatt vorkommen. Besonders auffällig ist das, wenn Blatteile mit normaler (4) oder nur melierter (3) Lamina mit Blattreduktionen (1, 2) verbunden sind und dadurch einzelne Gewebeteile oder Blatthälften völlig ausfallen. Die Blätter werden dadurch verkrümmt und asymetrisch. Diese Blattasymetrien können in einzelnen Fällen sektorial an den Sproßsystemen verteilt sein. Sie können dann mit Entmischungsvorgängen in Beziehung gebracht werden. Andererseits gibt es Sprosse, die z. B. neben normalen Blättern immer wieder in völlig unregelmäßiger Verteilung asymetrisch gestörte Blätter ausbilden. In solchen Sprossen dürfte nicht eine unregelmäßige Verteilung eines verschiedenen Erbgutes vorliegen, sondern es dürfte sich um die unregelmäßige Manifestation eines Merkmales handeln. Solche Verkrümmungen durch unregelmäßige Gewebereduktionen sind auch bei sonst einheitlichen *hirsutum*-Sippen-Kreuzungen mit Jena-Plasma häufig, müssen also keineswegs mit Entmischungsvorgängen verbunden sein.

Bei einer langsam vor sich gehenden „Normalisierung" können die unter 1—4 geschilderten Wuchstypen der Blattausbildung durchlaufen und damit am Sproß hintereinandergeschaltet werden. Es können aber auch diese Wuchstypen in einem ganzen Sproßsystem für dauernd beibehalten werden.

Damit ist aber die bei den Abänderungen beobachtete Mannigfaltigkeit nicht erschöpft. In zwei Kreuzungen wurden noch in sektorialer Verteilung verschieden gefärbte Blattgewebe beobachtet.

6. Besonders auffällig waren einige Sprosse mit rein weißen Blattsektoren, aus denen einige vollständig weiße Triebe entstanden. Die Blattlamina war völlig normal gebaut und entbehrte nur des Chlorophylls. Damit glichen diese Triebe den vielfach bekannten albomaculata-Schecken.

7. Weiterhin wurden noch blaßgrüne Sektoren im normalgrünen Gewebe beobachtet (Abb. 3b). Diese blaßgrünen Sektoren können völlig normal ausgebildet sein, sie sind aber häufig mit den oben unter 5 beschriebenen Gewebestörungen verbunden, die zu einer unregelmäßigen Ausbildung oder Verkrüppelung der Blätter führen. Es läßt sich daher vorerst an den *hirsutum* × *parviflorum*-Bastarden nicht entscheiden, ob diese blaßgrünen Sektoren durch diese Gewebestörungen hervorgerufen werden oder nicht. Nachdem es aber an anderen Bastarden

gelang, aus solchen unregelmäßig ausgebildeten, blaßgrünen Sektoren völlig normal ausgebildete, blaßgrüne Sprosse zu isolieren, so muß auch hier mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß es sich um zwei getrennte Erscheinungen handelt.

8. Schließlich muß noch erwähnt werden, daß bei der Kreuzung *hirsutum* Jena × *parviflorum* Oberleinleiter (Abb. 4) die „Normalisierung" der gestörten Bastarde nicht zu völlig normalen Sprossen führte, sondern in Abstufungen zu den für den *hirsutum* × *parviflorum*-Oberleinleiter-Genotyp kennzeichnenden Wuchsstörungen (Abb. 4 rechts oben, ↓), die in der vorhergehenden Veröffentlichung (Michaelis 1943, I) als Merças-Typus beschrieben wurden (1943, I, Abb. 4). Eine völlige „Normalisierung" ist aber von vorneherein nur dort zu erwarten, wo die reziproke Kreuzung keinerlei Entwicklungsstörungen aufweist.

Abb. 4. Pflanze der Septemberaussaat *hirsutum* Jena × *parviflorum* Oberleinleiter mit verschiedenartig abgeänderten Sprossen, unten für das Jena-Plasma typische Zweige. (Vgl. Michaelis 1943. Abb. 2a.)

Alle diese verschiedenen hier beschriebenen Abänderungen treten nun keineswegs unabhängig voneinander an verschiedenen Pflanzen der Kreuzungen, sondern ausgesprochen gehäuft an ein und denselben Pflanzen auf. Dies gilt vor allen Dingen auch für die weißen und gelbgrünen Scheckungen, die an den Bastarden bisher nur zusammen mit „Normalisierungen" beobachtet wurden. Sie wurden weder bei den übrigen zahlreichen *parviflorum*-Bastarden, noch 1942 unter umfangreichen Selbstungen verschiedener *parviflorum*-Sippen gefunden, obwohl hier gerade nach solchen Chlorophyllabweichern gesucht wurde.

Über die Konstanz der Abänderungen kann einstweilen nur gesagt werden, daß sie sich im Laufe der vegetativen Vermehrung während 7 Monaten mit sehr verschiedenen Klimabedingungen (Juli — Februar) in keiner Weise verändert haben.

II. Die Abänderungen der *hirsutum* Essen × *parviflorum* Tübingen-Bastarde.

Dieselben Abänderungen, die bei den *hirsutum* Jena × *parviflorum*-Bastarden beobachtet wurden, treten nun auch beim *hirsutum* Essen × *parviflorum* Tübingen-Bastard auf. Es handelt sich dabei um dieselbe

Kreuzung (*hirs* 4 × *parv* 1), an der Brücher 1940 die „Normalisierungen" beobachtet und beschrieben hat[1]). Die Samen waren 1941 in einem warmen Gewächshaus ausgesät worden und ergaben bei 94% Keimung 75 einheitliche, stark gestörte Bastarde. Die Pflanzen gleichen in manchen Eigenschaften, und dasselbe gilt auch für andere *hirsutum* Essen-Bastarde, den *hirsutum* Jena-Bastarden, so z. B. in Stauchung, Melierung, Blattmißbildungen usw., so daß die *hirsutum*-Sippe Essen in die Sippen mit Jena-ähnlichem Plasma eingereiht werden kann. Andererseits bestehen aber auch eindeutige qualitative Unterschiede gegenüber dem Jena-Plasma. Die Blätter bleiben auch bei stärksten Störungen relativ breit und werden nie so grasartig schmal wie bei den extrem gestörten Pflanzen mit *hirsutum* Jena-Plasma. Auch wurde bisher noch nie die durch anatomische Störungen bedingte Weißfleckung beobachtet.

A. Die modifikativen Rückschlagssprosse.

Die *hirsutum* Essen × *parviflorum*-Bastarde gleichen den *hirsutum* Jena-Bastarden auch insofern, als im Laufe des Sommers 1941 zahlreiche „Rückschlagssprosse" auftraten. Diese Sprosse entwickelten sich in den Achseln der Rosettenblätter anfangs völlig ohne Entwicklungsstörungen, so wie das Brücher (1940) in Abb. 2 abbildet. Die Sproßstauchung kam in Wegfall, und die Blätter hatten eine große, frischgrüne, flache und behaarte Lamina (vgl. auch Ross 1942, Abb. 1). Diese „Rückschlagssprosse", die auch unter ähnlichen Bedingungen entstehen wie die der *hirsutum* Jena-Bastarde, nehmen aber bei geeigneter Behandlung (Stecklinge, hohe Temperaturen) die ursprünglichen Entwicklungsstörungen wieder an. Sie sind also wie die Rückschlagssprosse der *hirsutum* Jena-Bastarde als Modifikationen zu deuten, bei denen der abgeänderte Wuchs nur infolge komplizierter Reaktionsketten sehr lange beibehalten werden kann.

B. Entstehung und Häufigkeit der „Normalisierungen" im Herbst 1941.

Abänderungen ganz anderer Art entstanden nun im Spätherbst 1941, und diese Abänderungen glichen völlig den oben besprochenen Abänderungen der *hirsutum* Jena × *parviflorum*-Bastarde. Sie entstanden allerdings an den auf die übliche Weise im Frühjahr ausgesäten Pflanzen bisher nur an Stelle der Überwinterungssprosse. Es entspricht dies aber dem einen Fall, wo bei der *hirsutum* Jena × *parviflorum* Enztal-Kreuzung ebenfalls an einer Frühjahrsaussaat ein normalisierter Überwinterungstrieb entstand.

1) Wir danken Herrn Dr. Brücher für die liebenswürdige Überlassung zahlreicher Samen dieser Kreuzung.

Die *hirsutum* Essen ♀ × *parviflorum* ♂-Bastarde bilden typischer Weise an der Sproßbasis im Herbst in großer Zahl kleine, grüne Knospen aus schuppenförmigen Blättchen von 1—4 mm Länge. An solchen Überwinterungsknospen entstehen nicht selten etwas längere, 5—15 mm lange Blätter von nadelförmiger Gestalt. Die Blätter bilden keine deutliche Lamina aus und rollen die schmalen Ränder ein (Abb. 5, rechts vorne). Aus solchen Knospen können sich relativ schnell kräftige Ausläufertriebe mit mehr oder minder normalen Blättern entwickeln (Abb. 5, links). Die Blätter werden beim weiteren Fortschreiten der Normalisierung breiter, sie werden stark glänzend und buckelig gewellt. Schließlich nehmen sie eine völlig normale Blattstruktur an. Günstigsten Falls sind die Ausläufertriebe nach dieser „Normalisierung" in keiner Weise von den Überwinterungssprossen der reziproken Kreuzung zu unterscheiden (vgl. Ross 1942, Abb. 2). Es läßt sich also auch an diesen völlig normalisierten Ausläufern wie bei den *hirsutum* Jena × *parviflorum*-Bastarden eine Hintereinanderschaltung verschiedener Störungsstufen feststellen, nur daß die Verhältnisse wegen der starken Sproßstauchung weniger übersichtlich sind. Die einzelnen Stufen sind stark zusammengedrängt, und sie verwachsen sich auch bald mit der Anschwellung der Achsen. Wie bei den *hirsutum* Jena × *parviflorum*-Kreuzungen wird aber auch hier nicht immer die ganze Stufenleiter von gestört bis zu normal durchwachsen, sondern einzelne Überwinterungstriebe können ± starke Störungen beim weiteren Wachstum beibehalten (Abb. 6 rechts). Außerdem kommen neben diesen typischen „Normalisierungen" im Spätherbst gelegentlich Ausläufertriebe vor, die morphologisch intermediär zwischen den im Sommer gebildeten modifikativen Rückschlagssprossen und den abgeänderten Überwinterungstrieben stehen. Sie besitzen auch einen intermediären Störungsgrad (Ross 1942, Abb. 2 rechts). Eine sektoriale Verteilung verschiedener Störungsgrade konnte an den ± normalisierten Überwinterungssprossen bisher nicht beobachtet werden.

Abb. 5. Auftreten eines normalisierten Ausläufertriebes neben ± kleinen Überwinterungsknospen am *hirsutum* Essen × *parviflorum* Tübingen-Bastard.

Diese abgeänderten Überwinterungstriebe traten verhältnismäßig häufig auf. Es gilt das nicht nur für die Zahl der Pflanzen mit Abänderungen, meist wurde an den einzelnen Pflanzen auch eine große Zahl von abgeänderten Trieben gebildet (Abb. 6). Die Häufigkeit der Pflanzen mit Abänderungen gibt Tabelle II wieder.

Abb. 6. Zwei überwinterte *hirsutum* Essen × *parviflorum* Tübingen-Bastarde mit zahlreichen normalisierten Rosetten, aus denen sich vier verschiedene Wuchstypen isolieren ließen (vgl. Text), [links *spodiophyllus* und *albomaculatus* (↑), rechts *irregularis* und *vernicosus*].

Nach diesen Zahlen scheint auch für das Auftreten der Abänderungen im Herbst neben den in dieser Jahreszeit selbst einwirkenden Bedingungen auch die Vorbehandlung von ± großer Bedeutung zu sein, wobei auch hier vermutlich Kurztag und die niederen Frühjahrstemperaturen von Einfluß sind. Eine Beziehung zwischen der Größe der Pflanzen, resp. der Zahl der modifikativen Rückschlagssprosse und der Zahl der Abänderungen wurde nicht beobachtet.

Tabelle II.

E. hirsutum Essen × *E. parviflorum* Tübingen		Zahl der Pflanzen Ende August	Höhe*) in cm	Zahl der Pflanzen mit Abänderungen	
Aussaat	Behandlung			Spätherbst 1941	Frühjahr 1942
März-Aussaat	Klimakammer 10-Std.-Tag	5	17,3	5	—
„ „	„ 16 „ „	7	25,7	3	—
„ „	Gewächshaus	6	29,2	1	—
„ „	Freiland	15	4,7	1	—
„ „	„	18	—	3	3
Juni-Aussaat	Gewächshaus	14	19,9	0	—

*) Es ist die Höhe des längsten Triebes, meist eines modifikativ abgeänderten Seitentriebes gemessen.

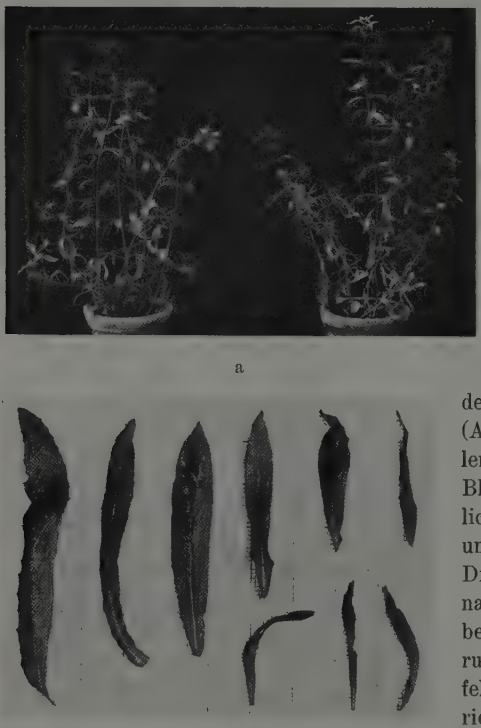
C. Das Verhalten der Abänderungen bei vegetativer Vermehrung.

Von den abgeänderten Überwinterungstrieben wurden noch im Herbst 1941 5 morphologisch verschiedene Triebe isoliert, die sich durch

einen verschiedenen Störungsgrad auszeichneten. Sie wurden zusammen mit einem Ausläufer der reziproken Kreuzung unter einem künstlichen Langtag von 20 Stunden und bei 20° Wärme zum Durchtreiben gezwungen. Durch die Versuche von Ross (1942 und folgende) war festgestellt worden, daß die modifikativen „Rückschlagssprosse" der *hirsutum*-Sippenkreuzungen und wahrscheinlich auch die der *hirsutum-parviflorum*-Kreuzungen durch eine Anreicherung von Kohlehydraten entstehen und daß die Störungen dann wieder einsetzen, wenn diese Reserven aufgebraucht werden. Um nun solche Kohlehydrat-Reserven bei den abgeänderten *hirsutum*-Essen × *parviflorum*-Bastarden zu beseitigen, wurden die 5 ausgewählten Triebe in möglichst rascher Folge in Stecklinge zerlegt und innerhalb von 3 Monaten pro Pflanze 5 Stecklingsgenerationen mit 19—55 Stecklingen hergestellt. Diese Stecklinge wurden in Klimakammern den Bedingungen ausgesetzt, unter denen nach den bisherigen Erfahrungen ein maximaler Störungsgrad auftreten müßte, und zwar unter die Kombinationen der Temperaturen von 20° und 30° mit Tageslängen von 16 und 24 Stunden. Als Lichtintensität wurde teils die zur Aufzucht einer ganzen Generationenfolge ausreichende Lichtmenge von 4 Osramlampen zu 1000 Watt in 1 m Entfernung, teils nur die Beleuchtung von 2 Lampen zu 500 Watt gegeben. Von Mitte Mai an standen die Pflanzen schließlich in einem nicht geheizten Gewächshause zusammen mit den auf normale Weise überwinterten Abänderungen unter dem Einfluß des normalen Jahreswechsels.

Die im Herbst aus Überwinterungstrieben entstandenen Abänderungen verhielten sich unter diesen verschiedenen Bedingungen grundsätzlich anders als die im Laufe des Sommers entstehenden „Rückschlagssprosse". Sie zeigen eine nur geringe Modifizierbarkeit und halten an dem beim Durchtreiben des Überwinterungstriebes gegebenen Wuchs völlig konstant fest. Es gelingt nicht, diese Wuchsform abzuändern oder die ursprünglichen Entwicklungsstörungen wieder hervorzurufen. Es waren zwar die in einem kalten Gewächshause überwinterten Pflanzen kräftiger als die Stecklinge der Klimakammern, doch entsprachen sich die Blattypen vollkommen (Fig. 3 bei Ross 1942). Die aus den verschiedenen Bedingungen und aus verschiedenen Generationen stammenden Stecklinge (Abb. 7 und 8) ließen sich nicht unterscheiden. Auch die im Herbst und Winter 1942/3 auftretenden Überwinterungstriebe der Abänderungen besaßen eine der Sommerform entsprechende Blattausbildung. Die aufgetretenen Abänderungen bleiben also zum mindesten bei vegetativer Vermehrung konstant. Weitere Versuche werden zu zeigen haben, ob die von Brücher (1940) für die völlig normalisierten

Abänderungen beobachtete Konstanz bei geschlechtlicher Vermehrung für alle Abänderungen gültig ist und wie der Erbgang im einzelnen verläuft.



a

b

Abb. 7. *Stenophyllus*-Abänderung des *hirsutum*-Essen × *parviflorum* Tübingen-Bastardes. Oben Steckling der ersten (links) und letzten Generation (rechts) im November 1942. Unten verschiedene Blattypen.

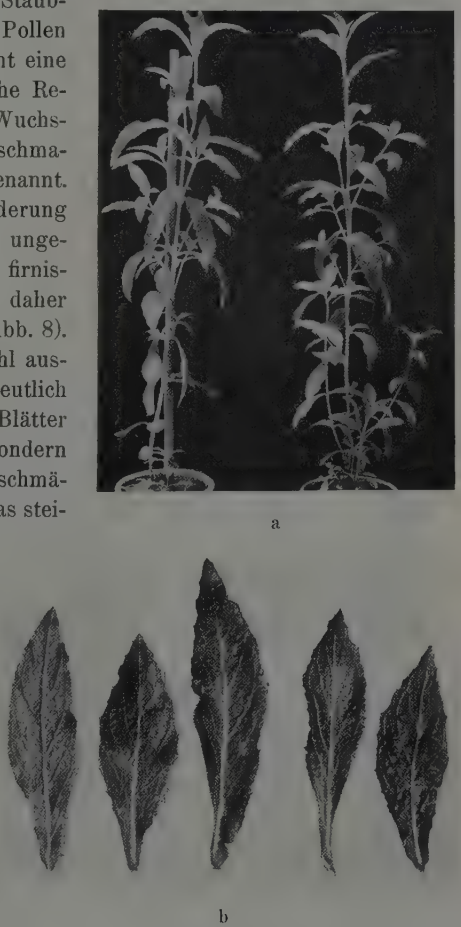
D. Die verschiedenen Wuchstypen.

Aus den Überwinterungstrieben des *hirsutum* Essen × *parviflorum*-Bastardes wurden im Winter 1941 bis Frühjahr 1942 folgende Abänderungen isoliert:

1. Aus einem ± normalisierten Wintertrieb wurde ein besonders auffallender Klon (Abb. 7) mit extrem schmalen Blättern erhalten. Die Blätter hatten eine dicklich-fleischige Struktur und einen starken Glanz. Die Form variierte von nadelförmigen Blättern, bei denen eine Differenzierung in Lamina und Rippe fehlte, über unregelmäßig, riemenförmige Blätter mit häufigen Verkrümmungen und Einrollungen zu lanzettlichen Blättern mit wohl ausgebildeter, wenn auch oft verbeulter Lamina. Die Blätter besitzen eine tief dunkelgrüne Farbe. Sie vergilben im Herbst im Gegensatz zu allen übrigen *parviflorum*-Bastarden und -Abänderungen nicht und bleiben bis tief in den Winter erhalten. In trockener Luft welken sie auffallend schnell. Auch die Blätter der im Herbst entstehenden Rosetten sind auffallend schmal, doch heller grün mit bleichen Nerven. Die Pflanzen kamen im Sommer, als die übrigen Pflanzen blühten, nicht zur Blüte. Es wurden erst ab Ende

August kleine Blüten mit auffallend langen und schmalen Kronblättern gebildet. Die Antheren sind meist leer, grün oder braun, doch wurden im Spätherbst noch einige Staubbeutel gefunden, die etwas Pollen enthielten. Der Klon scheint eine abweichende photoperiodische Reaktion zu besitzen. Dieser Wuchstyp sei weiterhin nach seinen schmalen Blättern *stenophyllus* genannt.

2. Eine andere Abänderung fällt besonders durch ihren ungewöhnlich starken, speckigen, firnisähnlichen Glanz auf und sei daher als *vernicosus* bezeichnet (Abb. 8). Die Blätter besitzen eine wohl ausgebildete Lamina, die nur deutlich kleiner ist als reciprok. Die Blätter sind kaum zungenförmig, sondern stark gegen die Basis verschmälert. Die dunkelgrünen, etwas steifen Blätter haben eine auffällig narbig buckelige Oberfläche mit einzelnen größeren Dellen und Buckeln. Im Herbst vergilben die Blätter mit starker Anthocyanbildung. Die im Herbst 1942 gebildeten Rosettenblätter unterschieden sich von den Laubblättern nur durch ihre schlankere Gestalt und die hellere Blattfarbe. Die Knospen des *vernicosus*-Wuchstypes wurden bis Anfang August abgestoßen, entwickelten sich dann aber zu fast normal großen Blüten. Die Antheren blieben aber steril und bräunten sich meist schon in den Knospen. Dieser *vernicosus*-Typ entstand aus der Rosette



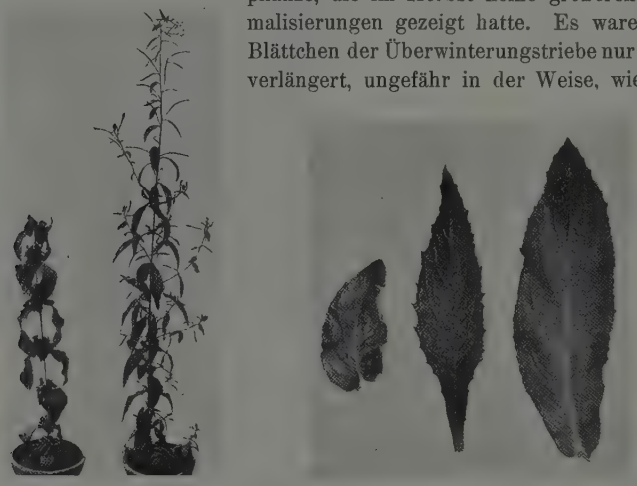
a

b

Abb. 8. *Vernicosus*-Abänderung mit gebuckelten Blättern. Oben Stecklinge der ersten und letzten Generation am 23. 7. 1942. Unten verschiedene Blattypen.

die in Abb. 6 ganz rechts neben einer völlig „normalisierten" Rosette abgebildet ist. Die auffallend schmalen Blätter dieser Ausgangsrosette mit ihrer rückgebildeten Lamina wiederholten sich im Herbst 1942 nur an einem einzigen Überwinterungstrieb, der dadurch unter den zahlreichen anderen Trieben mit ungefähr dreimal so breiten Blättern auffiel.

3. Ein weiterer Wuchstyp, der in manchen Eigenschaften dem *vernicosus*-Typ ähnelt, entstand im Frühjahr 1942 aus einer Bastardpflanze, die im Herbst keine größeren Normalisierungen gezeigt hatte. Es waren die Blättchen der Überwinterungstriebe nur etwas verlängert, ungefähr in der Weise, wie dies



a b

Abb. 9.

a) *Macrodontus*-Pflanze (rechts) neben einem typischen *hirsutum* Essen × parviflorum Tübingen-Bastard mit modifikativem Rückschlagssproß (links).
b) Blatt der *macrodontus*-Abänderung zwischen einem Blatt des typischen *hirsutum* Essen × *parviflorum* Bastardes (links) und einem Blatt der reziproken Kreuzung *parviflorum* Tübingen × *hirsutum* Essen (rechts).

die vordersten Triebe der Abb. 5 zeigen. Dieser Wuchstyp zeigte im Sommer einen schlanken Wuchs und bildete zahlreiche, wenn auch meist sterile Blüten. (Abb. 9). Auffallend waren die ungewöhnlich groß und stark gezähnten Blätter. Nach diesem Merkmal sei der Typus als *macrodontus* bezeichnet. Form- und Oberfläche der Blätter erinnert an den *vernicosus*-Klon, doch sind die Blätter fast rhombisch und besitzen infolge der Behaarung eine stumpfe, graugrüne Farbe, die nur an den älteren Blättern einen schwachen Glanz erhält.

Zwei weitere Pflanzen bildeten ähnliche Klone, bei denen aber alle Merkmale wesentlich schwächer ausgeprägt waren und die damit

einen Übergang zwischen dem *vernicosus*-, resp. *macrodontus*-Typ zu den stärker der Normalform angenäherten Typen schufen.

4. Zwei weitere Pflanzen, die aus verschiedenen Bastardpflanzen entstanden waren, waren weitgehend normalisiert. Sie besaßen wie der reziproke Bastard zungenförmige Blätter, deren normale Lamina aber ganz schwach wellig verbogen war und durch die kurze Behaarung (Abb. 15 b) eine stumpfgraugrüne Farbe erhielt. Der Typ sei nach diesem aschgrauen Ton *spodiophyllus* genannt. Die Blütenbildung ist gering, die Blüten sind klein und steril.

5. Verhältnismäßig häufig entstanden aus den enthemmten Überwinterungstrieben Sprosse (Abb. 5), die in allem den von Brücher (1940) beschriebenen und abgebildeten „Normalisierungen" entsprachen. Dieser Wuchstyp ist in hohem Maße der reziproken Kreuzung mit *parviflorum*-Plasma angeglichen und sei daher *adaequatus* genannt. Die Pflanzen sind von der reziproken Kreuzung auf den ersten Blick nicht zu unterscheiden und haben die starken Entwicklungsstörungen des *hirsutum*-Plasmas verloren. Nur bei genauem Zusehen zeigt sich, daß sie mit der *parviflorum* × *hirsutum*-Kreuzung nicht völlig identisch sind. Die Blätter sind etwas weniger flach (Abb. 10) und vor allen Dingen die Blüten weitgehend steril. Die Messungen der Blütengrößen und der Pollenfertilität gibt Tabelle III zusammen mit denen der übrigen Wuchstypen wieder. Im übrigen sei auf die Beschreibung bei Brücher (1940) verwiesen.

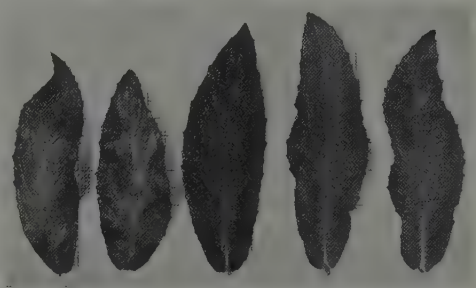


Abb. 10. Blätter des *hirsutum* Essen × *parviflorum* Tübingen-Bastardes. Von links nach rechts: Zwei Blätter eines modifikativen Rückschlagssprosses von *hirsutum*♀ × *parviflorum* ♂, ein Blatt der reziproken Kreuzung *parviflorum* ♀ × *hirsutum* ♂ und zwei Blätter der normalisierten *hirsutum* ♀ × *parviflorum* ♂-Kreuzung (*adaequatus*-Typ).

Mit diesen an den stark gestörten *hirsutum* Essen × *parviflorum*-Bastarden gefundenen Abänderungen ist aber die an den Pflanzen im Herbst und Winter auftretende Mannigfaltigkeit noch nicht erschöpft. Es wurden noch einige Typen mit unregelmäßiger Verteilung der Merkmale gefunden, ebenso wie dies auch bei den *hirsutum* Jena × *parviflorum*-Bastarden der Fall war.

6. Drei Pflanzen glichen weitgehend dem *adaequatus*-Typ und entstanden wie dieser aus völlig normal aussehenden Rosetten (Abb. 6 rechts). Die Pflanzen unterschieden sich später von dem *adaequatus*-Typus aber darin, daß zwischen die völlig normalen Sproßteile in ganz unregelmäßiger Weise immer wieder Blätter eingestreut waren, die infolge grober anatomischer Störungen stark deformiert waren (Abb. 11). Wegen der unregelmäßigen Verteilung und wegen der unregelmäßigen Blattgestalt sei diese Wuchsform *irregularis* genannt. Beim Auftreten der Störungen fallen ganze Gewebeteile aus und werden auf einen schmalen, weißen Saum reduziert, der sich beim Vergilben der Blätter rötet. Gelegentlich kommen ganze Blatthälften in Wegfall. Die Gewebestörungen können sich über einige Blattwirtel hinziehen. Dadurch entsteht der Eindruck, als würde es sich um eine Entmischung von genetisch verschiedenen Geweben handeln. Wie an den Pflanzen und ihren Stecklingen aber häufig festgestellt wurde, entstehen Störungen stärkster Ausprägung immer wieder an völlig normalen Sproßteilen. Es kann sich also nicht um die Entmischung einer einmalig entstandenen Verschiedenheit handeln, sondern es müssen entweder die Gewebeunterschiede immer

Tabelle III.

Kreuzung und Wuchstyp:	*parvifl.* Tüb. × *hirsutum* Essen	*hirsutum* Essen × *parviflorum* Tübingen								
		adaequatus			*irregularis*			*spadiophyllus*	*vernicosus*	*stenophyllus*
Klonbezeichnung:	P 1	E 1	E 5	E 9	E 2	E 6	E 7	E 10	E 8	E 3	E 4
Zahl d. Stecklingspfl.*)	46	23	19	1	55	1	1	1	1	22	19
Kronblattlänge in mm	14.8 ± 0.22	15.5±0.18	13.8±0.34	16.0	14.9 ± 0.14	17.0	16.0	10.0	17.0	13.1 ± 0.29	—
Kronblattbreite in mm	11.2 ± 0.17	11.3±0.14	9.0±0.23	11.0	10.6 ± 0.12	12.0	12.0	7.0	8.0	10.8 ± 0.25	—
Pollenfertilität in %	42.9 ± 3.5	0.6±0.3	0	0	0.08 ± 0.04	0	0	0	0	0	1.7 ± 0.86

*) Es wurden bis zu 5 Blüten pro Pflanze gemessen. Messungen am 14/18. VIII. 1942.

wieder neu entstehen oder aber es muß sich um die unregelmäßige Ausprägung eines Merkmales handeln. Wenn die Entwicklungsstörungen frühzeitig am Vegetationspunkt beginnen, solange die Blattwirtel noch nicht durch die Internodien-Streckung von einander getrennt sind, dann können die Störungen sehr wohl auch über mehrere Blattwirtel hinwegreichen. Es ist das durchaus möglich, nachdem bekannt ist, daß die Störungen im Jena-Plasma stark durch die Umwelt beeinflußt werden und dort auf diesem Wege Mißbildungen entstehen können, die in mancher Beziehung an die *irregularis*-Störungen erinnern.

Abb. 11. Blätter normalisierter *hirsutum* Essen × *parviflorum* Tübingen-Bastarde mit Gewebestörungen (*irregularis*-Typ).

7. Während es beim *irregularis*-Typ sehr zweifelhaft ist, ob es sich dort um Entmischungsvorgänge handelt, wurde an einer Pflanze, die intermediär zwischen dem *spodiophyllus*- und *vernicosus*-Typ stand (Abb. 6 links), ein weißer Sproßsektor beobachtet, der sich bei der weiteren Vermehrung genau wie die bekannten *albomaculatus*-Schecken verhielt (Abb. 12). Außerdem traten an einer *irregularis*-Pflanze blaßgrüne Sektoren (Abb. 12 rechts) auf, die aber nur an Blättern jüngeren Alters gut zu beobachten waren. Die blaßgrünen Gewebeteile nahmen im Laufe der Zeit eine normal grüne Färbung an und waren dann

Abb. 12. Links *albomaculatus*-ähnliche Scheckung. Rechts blaßgrüne Gewebeteile in Blättern normalisierter *hirsutum* Essen × *parviflorum* Tübingen-Bastarde.

a

b

Abb. 13.

a) abgeänderter Ausläufertrieb vom *stenophyllus*-Typ, der neben einem modifikativen Umschlagssproß an einer überwinterten *hirsutum* Essen × *parviflorum* Tübingen-Pflanze entstand.

b) mehrere *adaequatus*-ähnliche Abänderungen in der Blattachsel einer zweijährigen *hirsutum* Essen × *parviflorum* Tübingen-Pflanze.

nicht mehr mit Sicherheit zu erkennen. In diesen beiden Fällen dürfte es sich wohl sicher um Entmischungen von ± normalen und abgeänderten Geweben handeln.

Überblickt man diese verschiedenen Abänderungen des *hirsutum* Essen × *parviflorum*-Bastardes und vergleicht sie mit denen der *hirsutum* Jena × *parviflorum*-Bastarde, so fällt die weitgehende Parallelität in die Augen. Die Abänderungen werden auf ähnliche Weise gebildet, es werden bei beiden Bastarden eine Anzahl gleicher Wuchsformen gefunden, und die Abänderungen entstehen in beiden Fällen erst nach einer Einwirkung winterlicher Klimabedingungen.

E. Die weiteren Abänderungen im Gefolge des Winters 1941/1942.

Während an den *hirsutum* Essen × *parviflorum* - Bastarden, die erst im März ausgesät waren und daher noch nicht unter dem Einfluß ausgesprochen winterlicher Bedingungen standen, im Sommer nur modifikative „Rückschlagssprosse" vorkamen und die konstanten Normalisierungen erst im Spätherbst auftraten, verhielten sich die überwinterten Bastarde im folgenden Jahre wie die *hirsutum* Jena × *parviflorum*-Bastarde. Es traten schon im Juni 1942 neue Abänderungen auf. Abb. 13a zeigt eine *stenophyllus*-ähnliche Abänderung, die aus einem Ausläufertrieb Ende Juni entstand und weiterhin konstant blieb. Andere Abänderungen entstanden aus den Blattachseln. Abb. 13b zeigt einen von zwei Blattwirteln eines Bastardes, an denen neben einigen Abänderungen vom *adaequatus*-Typ Seitensprosse mit sehr

schmalen, aber sonst dem *adaequatus*-Typ entsprechenden Blättern entstehen. Die Unterschiede der Abänderungen gegenüber der Ausgangspflanze sind zwar kenntlich, aber nicht so auffällig wie im ersten Jahre, da der *hirsutum* Essen × *parviflorum*-Bastard im zweiten Jahre etwas schwächer gestört ist und mehr den im ersten Jahre auftretenden modifikativen Rückschlagssprossen gleicht.

Sehr bemerkenswert ist, daß im Sommer 1942 nun auch an den Abänderungen des Winters 1941 einzelne neue Normalisierungen auftraten. Besonders auffällig war ein Ast, der an einer *stenophyllus*-Pflanze (Abb. 14) aus der Achsel eines stark gestörten und verschmälerten Blattes entstand. An dem Tragblatt waren nicht die geringsten Abänderungen zu erkennen. Der Achselsproß zeigt aber von seinem Ursprung an alle Merkmale des *adaequatus*-Typs. Diese Abänderung ist von besonderem Interesse, weil hier der Vorgang der Normalisierung, der sonst gleitend auf engstem Raume vor sich geht, in zwei scharf voneinander getrennten Stufen erfolgte, von denen jede bei vegetativer Vermehrung konstant blieb. Weitere ähnliche Sprosse vom *adaequatus*-Typ traten im Herbst 1942 in großer Zahl auf, als eine *stenophyllus*-Pflanze zwecks Herstellung von Stecklingen dekapitiert wurde. Zahlreiche der nun austreibenden Achselsprosse waren völlig normal. Diese Häufung von *adaequatus*-Sprossen nach Regenerationsvorgängen macht es sehr wahrscheinlich, daß der *stenophyllus*-Klon und vielleicht auch andere Typen als Periklinal-Chimären anzusprechen sind.

Abb. 14. Normalisierter (*adaequatus*) Seitentrieb an einer *stenophyllus*-Abänderung des *hirsutum* Essen × *parviflorum* Tübingen-Bastardes.

Der Vorgang einer gleitenden Normalisierung wurde besonders eindrucksvoll an zwei weiteren Pflanzen beobachtet. An einem in typischer Weise gestörten Bastard traten wie in Abb. 13a zwei Ausläufersprosse mit *stenophyllus*-ähnlicher Beblätterung auf. Beide Sprosse gingen aber nach einer Zeit gleichartigen Wachstums in eine *adaequatus*-ähnliche Beblätterung über. Abb. 15a zeigt den einen Sproß, bei dem der Haupttrieb nach der Bildung einiger verkümmerter Knospen in einen *adaequatus*-Sproß übergeht, während gleichzeitig etwas tiefer in

der Achsel eines *stenophyllus*-ähnlichen Blattes ein zweiter, ähnlicher Trieb entsteht.

Abb. 15b gibt den basalen und oberen Teil eines Ausläufertriebes, der an einer *spodiophyllus*-Pflanze entstand, wieder. Der Trieb beginnt an der Basis mit *stenophyllus*-ähnlicher Beblätterung. Im mittleren Teil besitzt er die für den *spodiophyllus*-Typ kennzeichnenden ± normalen Blätter mit den weißlichen, kurzen Haaren. Im oberen Teile geht er aber in eine Beblätterung vom *vernicosus*-Typ über. Einen

a b

Abb. 15. Gleitende Abänderungen.
a) Ausläufertrieb eines typischen *hirs.* Essen × *parvifl.* Tübingen-Bastardes unten *stenophylle*, oben *adaequate* Beblätterung.
b) Ausläufertrieb einer *spodiophyllus*-Pflanze des *hirs.* Essen × *parvifl.* Tübingen-Bastardes, links unterer, rechts oberer Sproßteil. Unten *stenophylle*, in der Mitte *spodiophylle*, oben *vernicose* Beblätterung.

Zweig dieser Art würde man ohne weiteres als eine Modifikation ansprechen, würden nicht auch dieselben Blattypen schlagartig auftreten und sich dort bei vegetativer Vermehrung konstant erhalten. Leider wuchsen bei dem in Abb. 15b abgebildeten Trieb die Stecklinge aus dem unteren Sproßteile nicht an, so daß hier die Entscheidung, ob Modifikation oder konstante Abänderung, offen bleiben muß. Im ersten Falle würde es sich um eine merkwürdige Parallele zwischen Modifikation und konstanter Abänderung handeln, wie sie ganz allgemein zwischen „Rückschlagssprossen“ und „Normalisierungen“ besteht. Im zweiten

Falle wäre ein weiterer Beleg dafür gegeben, daß die verschiedenen Abänderungen gleitend oder stufenweise auseinander hervorgehen können.

Schließlich trat an einer Pflanze vom *vernicosus*-Typ unter zahlreichen, typischen Ausläufertrieben ein Trieb mit besonders schmalen Blättern auf, der im übrigen aber die *vernicosus*-Blattstruktur, das heißt Glanz und narbige Oberfläche, beibehalten hatte. Es entstand dadurch eine Mittelbildung zwischen diesem und dem *stenophyllus*-Typ.

Es mögen nun im Laufe der Zeit noch weitere neue Abänderungen entstehen, die prinzipiell wesentlichen Züge lassen sich aber schon jetzt deutlich erkennen. Unter dem Einfluß des winterlichen Klimas entstehen an einigen wenigen Pflanzen der *hirsutum* × *parviflorum*-Bastarde, die bestimmte plasmaabhängige Entwicklungsstörungen aufweisen, gehäuft die verschiedensten, morphologisch sehr auffälligen Abänderungen. Sicherlich entstehen einzelne dieser Abänderungen nicht in direkter Abhängigkeit von den übrigen Abänderungen. Dies gilt vor allem für die deutlichen Schecken vom *albomaculatus*-Typ. Andere Abweichungen scheinen aber in einem inneren Zusammenhang zueinander zu stehen und nur verschiedene Phasen eines Vorganges zu sein. Weiterhin ist bemerkenswert, daß eine Anzahl der Abänderungen, die bei vegetativer Vermehrung konstant bleiben, in hohem Maße Abänderungen gleicht, die rein modifikativer Natur sind. Das ergibt ein gegenüber den ersten Befunden Brüchers wesentlich komplizierteres Bild. Brücher hat nun schon die verschiedenen Entstehungsmöglichkeiten der von ihm beobachteten *adaequatus*-Abänderung diskutiert. Es ist besonders naheliegend, diese Abänderung durch Übertritt von männlichem Pollenschlauchplasma in die Eizelle und durch eine anschließende Entmischung zu erklären. Bevor nun auf Grund der erweiterten Befunde die Entstehungsmöglichkeiten der verschiedenen Abänderungen diskutiert werden, sei im Zusammenhang mit der Frage nach dem Übertritt von Pollenschlauchplasma über das Auftreten gescheckter Keimpflanzen bei den *hirsutum* × *parviflorum*-Kreuzungen berichtet. Weitere Beobachtungen werden später an den *hirsutum*-Sippenkreuzungen zu schildern sein, wenn die Abänderungen besprochen werden, die sich auch an diesen Kreuzungen auffinden ließen.

III. Über das Vorkommen gescheckter Keimpflanzen bei den *hirsutum*-Art-Bastarden.

In Tabelle IV ist die Häufigkeit der gescheckten Keimpflanzen zusammengestellt, die in den letzten Jahren an den *hirsutum*-Artbastarden und ihren Eltern beobachtet wurden.

Tabelle IV.

	Aussaaten:	Versuchsjahre	Pflanzenzahl	Zahl der Scheck. ähnlich *albomaculatus*	Zahl der Scheck. *diversivirescens*	Anzahl der Schecken in %
parviflorum	*parviflorum* - Selbstungen	1938—1942	9179	10	0	0.11%
	parv. × *hirs.* München resp. Coimbra	1942	836	1	0	0.12%
	reziprok	1942	928	0	0	0
	parviflorum × *hirsutum* Jena	1942	156	0	13	8.3 %
	reziprok ohne Abänderungen	1942	170	0	0	0 } 0.6%
	„ mit „	1942	9	1	1	22.2% }
	hirs. Essen × *parv.* ohne Abänder.	1941/2	73	0	0	0 } 1.1%
	„ „ „ mit „	1941/2	16	1	1	12.5% }
montanum	*montanum*-Selbstungen	1938—1942	1287	2	0	0.15%
	montanum × *hirs.* München	1939—1941	221	4	0	1.80%
	reziprok	1939—1941	1021	1	0	0.097%
	mont. × *hirs.* Jena ohne Abänder.	1939(—1941)	307	0	?	0 } 0.3%
	„ „ „ mit „	1941/2	1	1	0	100% }
	reziprok	1939—1941	0	—	—	—

Bei den Selbstungen und bei den Kreuzungen, in denen keine größeren reziproken Unterschiede vorkommen, schwankt die Häufigkeit nur wenig um 0. 1%. Es wurden nur weiße Schecken ähnlich dem *albomaculatus*-Typ gefunden. Leider ging die Scheckung regelmäßig mit den Keim- oder Primärblättern verloren, so daß keine weiteren Versuche angestellt werden konnten. In den vorhergehenden Abschnitten wurde schon besprochen, daß an den Pflanzen, an denen Normalisierungen beobachtet werden, gleichzeitig auch die Zahl der gescheckten Pflanzen ganz außerordentlich ansteigt. Dabei treten neben einer besonders großen Zahl von *albomaculatus*-ähnlichen Schecken Pflanzen auf, die einzelne Sektoren besitzen, in denen die Gewebe nur eine schwächere Intensität des Blattgrüns aufweisen. Diese verschieden grün gefärbten Sektoren färben sich jedoch in der weiteren Entwicklung gleichmäßig aus und sind daher an den ausgewachsenen Pflanzen und Blättern meist nicht mehr zu erkennen. Sie seien im folgenden zu einem *diversivirescens*-Typ zusammengefaßt und von dem *albomaculatus* unterschieden. Diese *diversivirescens*-Pflanzen wurden zuerst an *hirsutum*-Sippenkreuzungen beobachtet, in die die *hirsutum*-Sippe Jena als Vater eingeführt wurde. Sie wurden auch weiterhin nur bei Art- und Sippenkreuzungen mit dieser *hirsutum*-Sippe, resp. ähnlichen Sippen, beobachtet. Das Vorkommen bei diesen *hirsutum*-Sippenkreuzungen wird später zu besprechen sein (Michaelis 1943. III).

Es ist nun von Bedeutung, daß die *diversivirescens*-Schecken auch bei den *parviflorum* × *hirsutum* Jena-Kreuzungen vorkommen und zwar in einer Häufigkeit (8. 3%), die weit über der Häufigkeit liegt, in der sich die *albomaculata* finden. Im einzelnen sehen die unter dem *diversivirescens*-Typ zusammengefaßten Schecken recht verschieden aus (Abb. 16). In den meisten Fällen handelt es sich um Sektoren, die etwas blasser grün gefärbt sind. Der Unterschied ist in der Regel so gering, daß er nur bei sehr gründlicher Betrachtung gefunden wird und sich photographisch kaum wiedergeben läßt (Abb. 16 gibt links oben einen ganz extremen Fall wieder). Die Scheckung fiel eigentlich dadurch auf, daß das Blattgewebe in den hellgrüneren Sektoren etwas dicklicher erscheint und etwas im Wachstum zurückbleibt. Es ist nun von besonderem Interesse, daß die blaßgrünen Sektoren zwar vielfach gleichmäßig gefärbt sind, daß aber drei Pflanzen beobachtet wurden, die ± deutlich die für das Jena-Plasma so außerordentlich kennzeichnende Melierung besaßen. Schließlich traten bei vier Pflanzen der Kreuzung *parviflorum* Kärnten × *hirsutum* Jena dunkler grüne Sektoren auf, in denen das Blattgewebe dicklich war, im Wachstum zurückblieb und außerdem die für das Jena-Plasma ebenfalls typische Weißfleckung aufwies. Leider waren alle diese Sektoren sehr klein und nur an den jungen Rosetten zu sehen. Nach vier Wochen waren sie auch an den gekennzeichneten Blättern nicht mehr aufzufinden.

Abb. 16. 4 gescheckte, mit Stäbchen bezeichnete Keimpflanzen der Kreuzung *parviflorum* Kärnten × *hirsutum* Jena. Bei o ein Blatt mit hellgrünem und weißlichgrünem Sektor. Die übrigen 3 Pflanzen im Wachstum zurückgeblieben, bei + mit Sektoren, die Ähnlichkeit mit den im Jena-Plasma auftretenden Störungen haben[1]).

Berücksichtigt man nun, daß einzelne *diversivirescens*-Schecken Merkmale wie Melierung und Weißfleckung zeigen, die bisher nur im Plasma der Sippe Jena auftraten, für dieses aber sehr kennzeichnend

1) Anm. bei der Korrektur: Die geringen Unterschiede gehen nach der Verkleinerung im Raster fast völlig verloren.

sind, und berücksichtigt man weiter, daß die *diversivirescens*-Schecken nur in Kreuzungen auftreten, an denen die Sippe Jena oder ähnliche Sippen beteiligt sind, dort aber in einem auffallend hohen Prozentsatz, so wird man es für wahrscheinlich halten, daß sie bei den *parviflorum* × *hirsutum* Jena-Kreuzungen durch Übertritt von Pollenschlauchplasma entstehen. Die sehr verschiedene Ausprägung der *diversivirescens*-Schecken ließe sich unter dieser Annahme auf verschiedene Weise erklären. Die plasmabedingten Entwicklungsstörungen werden je nach der Wirkung der plasmaempfindlichen Gene in sehr verschiedenem Ausmaße ausgelöst (Michaelis 1940, 1942. I—VI), das Jena-Plasma wird sich also auch in den Schecken der verschiedenen Kreuzungen verschieden stark manifestieren. Unterschiede zwischen den *diversivirescens*-Pflanzen einer Kreuzung könnten durch eine verschiedene Mischung von väterlichem und mütterlichem Plasma oder aber auch durch eine verschiedene Entmischung von väterlichem Zellplasma und väterlichen Plastiden entstehen. Man könnte sogar die nicht melierten, hellgrünen Sektoren auf die Wirkung der *hirsutum* Jena-Plastiden, die deutlich melierten oder gefleckten Sektoren auf die Wirkung des Jena-Plasmas zurückführen. Es geben sich hier vielleicht Ansatzpunkte, von denen aus ein Weg zu der sonst so schwierigen Unterscheidung von Plasma- und Plastidenwirkung führt.

Mögen diese Einzelheiten auch sehr hypothetisch sein, wahrscheinlich ist, daß die *diversivirescens*-Schecken durch Übertritt von Pollenschlauchplasma entstehen und daß ein solcher Übertritt männlichen Plasmas zum mindesten in einzelnen Kreuzungen relativ häufig ist. Von dieser Seite entstehen also keine Schwierigkeiten, die an den gestörten *hirsutum* Jena × *parviflorum*-Bastarden auftretenden Abänderungen und Normalisierungen durch Übertritt von *parviflorum*-Plasma zu erklären.

Nun liegen aber noch eine Anzahl weiterer Beobachtungen vor, die zeigen, daß die Verhältnisse doch wesentlich komplizierter liegen können. Es wurden fast dieselben Normalisierungen wie an den reziprok verschiedenen Bastarden der *hirsutum*-Sippe Jena auch an reziprok gleichen Bastarden gefunden, an denen die Entwicklungsstörungen im wesentlichen genisch bedingt sind. Hier scheidet eine Erklärung durch einen Übertritt von Pollenschlauchplasma aber aus.

IV. Die Abänderungen an reziprok gleichen *hirsutum* × *parviflorum*- und *hirsutum* × *montanum*-Bastarden.

Wie in der vorhergehenden Abhandlung (Michaelis 1943. I) beschrieben wurde, kommen bei den *hirsutum* × *parviflorum*- und *hir-*

sutum × *montanum*-Kreuzungen vielfach ± starke Entwicklungsstörungen vor, die zu einer Einrollung der Blätter und schließlich zu einer Verzwergung der Pflanze führen. Bei bestimmten *parviflorum*-Kreuzungen wurde diese Art der Entwicklungsstörungen nach der *parviflorum*-Sippe Merças benannt (MICHAELIS 1943. I, Abb. 4, MICHAELIS u. WERTZ 1935, Abb. 3). Diese Störungen zeigen keine reziproken Unterschiede.

Bei den *hirsutum*-*montanum*-Kreuzungen war schon frühzeitig aufgefallen, daß in dem Maße, in dem die Hauptachse der Pflanze Entwicklungsstörungen zeigte, die aus den Achseln der Rosettenblätter austreibenden Sprosse schwächer gestört waren. Diese Sprosse nahmen aber später wieder stärkere Störungen an. Es liegt hier also eine völlige Parallelität zu den mehrfach besprochenen modifikativen „Rückschlagssprossen" der *hirsutum*-Sippen- und der *hirsutum* × *parviflorum*-Kreuzungen vor. In den früheren Jahren waren die Bastarde nach ihrer Analyse im Herbst entfernt worden. Im Jahre 1941 wurde aus äußeren Gründen ein *hirsutum* × *montanum*-Bastard überwintert, und diese eine Pflanze zeigte nun dieselben „Normalisierungen", wie sie von den *hirsutum* Essen × *parviflorum*-Bastarden beschrieben wurden (Abb. 17). Von den zahlreichen Überwinterungstrieben verloren drei mehr oder minder schnell alle Entwicklungsstörungen, ein typisch gestörter Trieb zeigte eine *albomaculatus*-ähnliche Scheckung. Trotz dieser Ähnlichkeiten liegt ein wichtiger Unterschied vor. Es handelt sich in diesem Falle um die Aufhebung einer Entwicklungsstörung eines *hirsutum* München × *montanum*-Bastardes, der in den reziproken Kreuzungen keine größeren Unterschiede besaß.

Abb. 17. Überwinterter *hirs.* München × *montanum*-Bastard. Rechts typische Überwinterungstriebe, einer davon weiß gescheckt. Links ± stark normalisierte Triebe.

Bei den *hirsutum* × *parviflorum*-Kreuzungen der Merças-Reihe traten nun in zwei Kreuzungen zahlreiche weitere „Normalisierungen" auf.

Die Abänderungen traten hier bei den normalen Aussaaten auf. Es fehlen hier also erkennbare Beziehungen zu irgendwelchen auslösenden Umweltsbedingungen.

Bei den *hirsutum*-Kreuzungen der *parviflorum*-Sippe Kölleda sind die Entwicklungsstörungen besonders stark (Vergl. Abb. 4 bei MICHAELIS 1943. I). Es wurden hier nun folgende Abänderungen beobachtet:

Tabelle V.

Kreuzung	Pflanzenzahl	Pflanzen mit Abänderungen	Abbildungen
parvifl. Kölleda × *hirs.* München	5	0	—
reziprok	17	1	ähnlich 18b
parvifl. Kölleda × *hirs.* Coimbra	21	2	Abb. 18a u. b
reziprok	—	—	—
parvifl. Kölleda × *hirs.* Jena	—	—	—
reziprok	38	0	—

Diese Zahlen lassen erkennen, daß das Auftreten der Abänderungen nicht an ein bestimmtes Plasma oder an eine bestimmte *hirsutum*-Kreuzung gebunden ist. Bei einer Pflanze der *parviflorum* × *hirsutum*-Coimbra-Kreuzung trat ein Ausläufertrieb auf (Abb. 18a), an dem die Verzwergung und Internodienstauchung fast völlig beseitigt

a b

Abb. 18. Pflanzen der Kreuzung *parv.* Kölleda × *hirs.* Coimbra.
a) Gewächshauspflanze mit gestrecktem Ausläufertrieb.
b) Freilandpflanze mit zwei völlig normalisierten Ausläufertrieben.

war. Die Blätter waren aber noch deutlich gestört. Sie hatten im Gegensatz zu den breiten Blättern der Hauptachse eine schmale, bandförmige Gestalt angenommen, die in gewisser Weise an die *steno-*

phyllus-Beblätterung der *hirsutum* Essen × *parviflorum*-Kreuzung erinnerte. Blüten wurden nicht gebildet.

Je eine Pflanze der *hirsutum* München × *parviflorum* und der *parviflorum* × *hirsutum*-Coimbra-Kreuzung zeigten einzelne Triebe, die keinerlei Entwicklungsstörungen aufwiesen und sich in normaler Weise entwickelten (Abb. 18 b).

Bei den *hirsutum*-Kreuzungen der *parviflorum*-Sippe Scheßlitz sind nun die Abänderungen wesentlich häufiger (Tabelle VI).

Tabelle VI.

Kreuzung	Pflanzenzahl	Pflanzen mit Abänderungen	Abbildungen
parvifl. Scheßlitz × *hirs.* München	21	2	Abb. 20
reziprok	15	0	
parvifl. Scheßlitz × *hirs.* Coimbra	13	0	
reziprok	20	c. 17	Abb. 19
parvifl. Scheßlitz × *hirs.* Jena	—	—	
reziprok	21	0	

Auch in diesen Kreuzungen lassen sich keine Beziehungen zwischen dem Auftreten der Abänderungen und bestimmten Plasma-, resp. Kernkombinationen feststellen. Leider erwies sich die Sippe *parviflorum* Scheßlitz als heterozygot. In sämtlichen Kreuzungen war der Störungsgrad der einzelnen Pflanzen sehr verschieden. Einzelne Pflanzen waren kaum gestaucht, andere von rund 70 cm Höhe auf 10 cm reduziert. Allen Pflanzen waren aber gemeinsam eine ± starke Blatteinkrümmung und eine ± kräftige Reduktion der Blüten. Die Blätter sind stark nach unten eingerollt, die Oberfläche ist häufig verkleinert und vielfach buckelig aufgetrieben, besonders zwischen den Nerven. Die Blätter sind graugrün, an den Rändern gelbfleckig und rot überlaufen. Die Knospen sind stark verkleinert, auf kurzem Fruchtknoten sitzend und stark rot überlaufen. An stark gestauchten Pflanzen werden sie meist abgestoßen. Falls sie sich öffnen, enthalten sie ebenfalls buckelig verkrümmte Kronblätter von blaß fleischroter Farbe. Die Antheren sind steril bis schwach fertil.

Es ist nun sehr auffällig, daß an den Pflanzen der *hirsutum* Coimbra × *parviflorum*-Kreuzung mit zunehmender Stauchung der Hauptachse die Achselsprosse der Rosettenblätter austreiben. Je stärker die Hauptachse gestört ist, desto geringere Störungen weisen diese basalen Seitensprosse auf, wobei sich alle Übergänge von extremer Störung bis

zu völlig normalen Trieben vorfinden (Abb. 19a). Vielfach wird die gestörte Hauptachse ganz von diesen ± normalen, basalen Seitentrieben verdeckt. Dieses Bild entspricht nun völlig den modifikativen Rückschlagssprossen, wie sie sonst gelegentlich auftreten. Beachtlich ist nun, daß diese gleitende und in vielen Fällen wahrscheinlich nur modifikative „Normalisierung" bei einer Pflanze schlagartig auftrat und dabei noch eine ausgesprochen sektoriale Verteilung zeigte. Von den vier Orthostichen der Pflanze waren drei von Anfang an in typischer Weise gestört. Von der vierten Orthostiche war ein Ausläufertrieb und vier darüber stehende Seitensprosse völlig normalisiert. Ihre Blätter waren alle groß, grün und flach, ihre Blüten wohl ausgebildet und fertil. Die folgenden acht Seitensprosse der Orthostiche und der Blütenstand besaßen die üblichen Störungen (Abb. 19b). Dieser Fall einer scharf ausgeprägten sektorialen Verteilung kann nicht gut als Modifikation gedeutet werden, ist aber von den am besten entwickelten Rückschlagssprossen der übrigen Pflanzen in keiner Weise zu unterscheiden.

a

b

Abb. 19. Freilandpflanzen der Kreuzung *hirs.* Coimbra × *parv.* Scheßlitz.
a) stark gestörter Genotyp mit ± normalisierten Ausläufertrieben.
b) schwächer gestörter Genotyp mit völlig normalisiertem Sektor.

Schließlich sind noch zwei Abänderungen an der *parviflorum* Scheßlitz × *hirsutum* München-Kreuzung zu erwähnen. Es handelt

sich um zwei schwach gestörte Pflanzen mit relativ großen und breiten Blättern, die etwas verbogen und verbeult sind und eine dichte, kurze und weiße Behaarung aufweisen. Die Sprosse sind stielrund und ebenfalls behaart. An zwei solchen Pflanzen traten unabhängig voneinander zweimal dieselben Abänderungen auf. Es handelte sich um basale Ausläufertriebe mit auffallend schmaler Beblätterung. Die schmale Lamina war verbuckelt und verbogen, im Gegensatz zu der Ausgangsform tief dunkelgrün, kahl und glänzend. Sehr auffallend war der vierkantige, nur an den Kanten behaarte Stengel. Es treten damit sehr auffällige neue Merkmale auf, wie sie nur bei den Arten anderer Sektionen vorkommen. An einer dieser Abänderungen trat wieder unvermittelt in der Achsel eines extrem verschmälerten Blattes ein Sproß auf mit sämtlichen Merkmalen der Ausgangsform. Die Blätter waren breit und wie der runde Stengel gleichmäßig behaart (Abb. 20).

Abb. 20. Abgeänderter Ausläufersproß einer *parv.* Scheßlitz × *hirs.* München-Kreuzung, rechts unten ein typischer Ausläufersproß. Links in der Achsel eines gestörten Blattes wieder ein ± normaler Sproß.

Zusammenfassung.

An zahlreichen reziprok verschiedenen *Epilobium hirsutum* × *parviflorum*-Bastarden treten in Abhängigkeit von bestimmten Bedingungen (winterliches Klima und mittlerer Störungsgrad der Bastarde) zahlreiche der verschiedensten, sehr auffälligen Abänderungen auf, die schlagartig, stufenweise oder gleitend zu einer Ausgleichung der reziproken Unterschiede führen und die wesentlichsten Entwicklungsstörungen beseitigen.

Gleichartige Abänderungen können dabei modifikativer Art sein, auf länger nachwirkenden Induktionen beruhen oder aber bei vegetativer Vermehrung (nach Brücher [1940] auch bei generativer Vermehrung) konstant bleiben. Gleichzeitig kommen gehäuft sektoriale Chimären vor , die an den *status albomaculatus* erinnern.

Obwohl ein Übertritt von Pollenschlauchplasma mit großer Wahrscheinlichkeit vorkommt, dürfte Übertritt und nachfolgende Entmischung von väterlichem Plasma als Erklärungsprinzip versagen. Völlig analoge

Abänderungen kommen auch an reziprok gleichen, aber ebenfalls entwicklungsgestörten *Epilobium hirsutum* × *parviflorum*- resp. *montanum*-Bastarden vor.

Eine ausführliche Erörterung wird im Anschluß an die Beschreibung analoger Abänderungen bei *Epilobium-hirsutum*-Sippenbastarden erfolgen.

Literaturverzeichnis.

Brücher, H., Spontanes Verschwinden der Entwicklungshemmungen eines Artbastardes. Flora **34,** 1940, 215—228. — Michaelis, P., Entwicklungsgeschichtlich genetische Untersuchungen an *Epilobium.* II. Die Bedeutung des Plasmons für die Pollenfertilität des *Epilobium luteum-hirsutum*-Bastardes. Ztschr. f. ind. Vererb.-Lehre **65,** 1933, 1—71, 353—411. — Ders., III. Zur Frage der Übertragung von Pollenschlauchplasma in die Eizelle und ihre Bedeutung für die Plasmavererbung. Planta **23,** 1935, 486—500. — Ders. u. E. Wertz, VI. Vergleichende Untersuchungen über das Plasmon von *Epilobium hirsutum*, *E. luteum*, *E. montanum* und *E. roseum.* Ztschr. f. ind. Vererb.Lehre **70,** 1935, 138—157. — Ders., Über die Konstanz des Plasmons. Ztschr. f. ind. Vererb.Lehre **74,** 1938, 435—459. — Ders., Keimstimmung und Plasmavererbung bei *Epilobium.* Jahrb. f. wiss. Botanik **88,** 1939, 69—88. — Ders., Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum.* I. Die reziprok verschiedenen Bastarde der *Epilobium hirsutum*-Sippe Jena. Ztschr. f. ind. Vererb.Lehre **78,** 1940, 187—222. — Ders., II. Zum Nachweis des Plasmons der Sippe Jena. Ztschr. f. ind. Vererb.Lehre **78,** 1940, 223—237. — Ders., III. Über die genischen Grundlagen der im Jena-Plasma auftretenden Hemmungsreihe. Ztschr. f. ind. Vererb.Lehre **78,** 1940, 295—337. — Ders. u. M. v. Dellingshausen, IV. Weitere Untersuchungen über die genischen Grundlagen der extrem gestörten Bastarde der *hirsutum*-Sippe Jena. Ztschr. f. ind. Vererb.Lehre **80,** 1940, 373—428. — Ders., V. Über die Bedeutung der Genquantität für die Manifestation reziproker Unterschiede. Ztschr. f. ind. Vererb.Lehre **80,** 1942, 429—453. — Ders., VI. In welcher Weise sind an der Manifestation der im Jena-Plasma auftretenden Entwicklungstendenz die Gene dieser Sippe beteiligt? Ztschr. f. ind. Verb.Lehre **80,** 1942, 454—499. — Ders., Experimentelle Untersuchungen über die geographische Verbreitung von Plasmon-Unterschieden und der auf diese Unterschiede empfindlichen Gene, sowie deren theoretische Bedeutung für das Kern-Plasma-Problem. Biol. Zentralbl. **62,** 1942, 170—186. — Ders., Untersuchungen an reziprok verschiedenen Artbastarden bei *Epilobium.* I. Über die Bastarde verschiedener Sippen der Arten *E. hirsutum* mit *E. parviflorum*, resp. *E. montanum.* Flora **37,** 1943, 1—23. — Ross, H., Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken *Epilobium*-Bastarden und die physiologisch-genetische Ursache der reziproken Unterschiede. I. Die Aktivität der Peroxydase in reziproken *Epilobium*-Bastarden mit der Sippe Jena. Ztschr. f. ind. Vererb.Lehre **79,** 1941, 503—529. — Ders., II. Über das photoperiodische Verhalten von *Epilobium hirsutum*, dem Typus einer Pflanze mit winterlicher Rosettenbildung. Planta **32,** 1942, 447—488. — Ders., Über die Natur der Enthemmungen von plasmongehemmten *Epilobium hirsutum* ♀ × *parviflorum* ♂-Bastarden. Naturwissenschaften **30,** 1942, 492—493. — Ders., IV. Über die unterschiedliche Ausbildung der reziproken Unterschiede in tageslängenabhängigen und anderen Wuchsformen. 1943. In Vorbereitung.

Molendoa taeniatifolia Herz. nov. spec.

Eine neue Laubmoosart der Alpen.

Von **Th. Herzog**, Jena

Mit 1 Abbildung im Text.

Nach über 45 Jahren bryologischer Forschungen in allen Teilen der Erde war es mir im Sommer 1942 noch beschieden, in den Alpen, einem Gebiet also, in dem ich schon vor 40 Jahren mit meinem damaligen Kommilitonen O. Renner und in Begleitung unseres gemeinsamen hochverehrten Lehrers K. von Goebel auf Moosexcursionen ausgezogen war, eine neue Laubmoosart zu entdecken. Dazu noch aus einer echt alpinen Gattung, die auch in anderen Teilen der Erde nur durch Hochgebirgsarten vertreten ist, nämlich aus der merkwürdigen „pleurokarpen" Trichostomaceen-Gattung *Molendoa*. Alle bisher bekannten 3 Molendoen gehören noch heute zu den seltenen Kalkalpenmoosen mit ganz charakteristischen Standorten, nämlich in den Spalten und Nischen schattiger Kalkfelsflühe, wo sie mit Vorliebe unter Überhängen und in „Balmen" dichte Polster bilden. Der Habitus der neuen, vierten Art ist wie der der übrigen drei mit *Hymenostylium curvirostre* zu vergleichen. In der Größe hält sie sich etwa zwischen *M. Sendtneriana* und *M. tenuinervis* Limpr. Wegen ihrer charakteristischen Blattform, die sich durch eine lang ausgezogene, schmal bandförmige, rippenlose und leicht abbrechende Spitze auszeichnet, habe ich sie *M. taeniatifolia* genannt. Ich gebe hier ihre ausführliche Beschreibung und Abbildung.

Molendoa taeniatifolia Herz. n. sp.

Äußerst dichte, durch Stengelfilz verwobene, ca. 2 cm hohe, dunkel blaugrüne, innen zimmetbraune Polsterrasen bildend, in Felsritzen nistend. Stengel fast einfach, brüchig, im Querschnitt beinahe drehrund, trotzdem dreizeilig beblättert, die Dreizeiligkeit jedoch durch starke Tordierung ziemlich verwischt, durch die äußerst zahlreichen, in den Blattachseln nistenden Perichaetialästchen etwas struppig, da diese Knospen die ihnen zugeordneten Stengelblätter etwas abspreizen lassen. Die

St.blätter selbst steif aufrecht abstehend bis aufgerichtet, ca. 1.1 mm lang, an der breitesten Stelle (über der Basis) 0,2 mm breit, aus verlängert elliptischem hohlen Grunde rasch in eine schmale, fast gleichlange, riemenförmig flache Spitze ausgezogen, an deren Basis diese hier nur etwa 3—4 Zellen breite, lang bandförmige Spitze 1-schichtig ist. Hier, wo das Blatt besonders brüchig ist (die Spitzen sind auch an jungen Blättern abgebrochen) ist es meist um 180° um seine Längsachse gedreht, gegen die Spitze hin aber etwas dicker und durch inhaltsreiche Zellen undurchsichtiger, meist auch 2-schichtig, jedoch überall ohne Rippenstruktur. Blattrand um die Mitte an einer oder beiden Seiten schwach zurückgebogen bis umgerollt. Rippe, besonders an der Basis, sehr dünn und abgeflacht, nach oben etwas verstärkt, aber vor der schmalen Spitze aufgelöst, von fast homogener Struktur (Deuter von Bauch- und Rückenzellen kaum verschieden), ohne Stereiden. Blattzellen an der Basis fast hyalin, rektangulär, in der Mitte länger und lockerer (40—50 × 12 μ) als am Rande (30 × 6 μ), weiter aufwärts verkürzt, mehr oder weniger 6-eckig (12—13 μ), mit gleichmäßig verdickten Wänden, fast glatt, in der Randreihe etwas verlängert und schmäler, in der äußersten Spitze eher etwas erweitert und inhaltsreich, hier mit äußerst starken, gegen innen bauchig vorgewölbten Außenwänden und über den Pfeilern stumpf aufgetriebenen Ecken, daher bei starker Vergrößerung flach ausgeschweift. — Perichaetialäste knospenförmig, sehr zahlreich, öfters falsch gepaart[1]), ihre untersten Blättchen klein, fast eiförmig, aber scharf zugespitzt. Innere Perichaetialblätter sehr viel länger, in eine schmal bandförmige, gegen das äußerste Ende etwas verdickte Spitze verschmälert, kaum brüchig, flach. Archegonien sehr spärlich, 1—4. — Offenbar zweihäusig. ♂ nicht beobachtet.

Der Ordnung halber sei hier auch noch eine kurze lateinische Diagnose angefügt: Dioica, densissime pulvinata, glauco-viridis. Caulis subsimplex, floribundus. Folia rigidula, suberecta, ± 1 mm longa, e basi elongate elliptica longe angusteque taeniiformia, acumine planissimo, basi subtorto, superne parum incrassato, subclavato, fragili; nervo debili, plano, structura subhomogena, in acuminis basi dissoluto, margine medio reflexo vel revoluto, cellulis ubique sublaevissimis, in apice ipso membranis externis valde incrassatis.

Im Habitus und vielen Einzelheiten schließt sich unsere neue Art eng an *Molendoa tenuinervis* Limpr. an, soweit dies nach der Beschreibung und dem Augenschein an Exemplaren aus der hohen Tatra

1) Limpricht erwähnt solche schon von *M. Sendtneriana*: „Geschlechtsäste häufig mit einem Wiederholungssproß aus den Achseln der unteren Blätter".

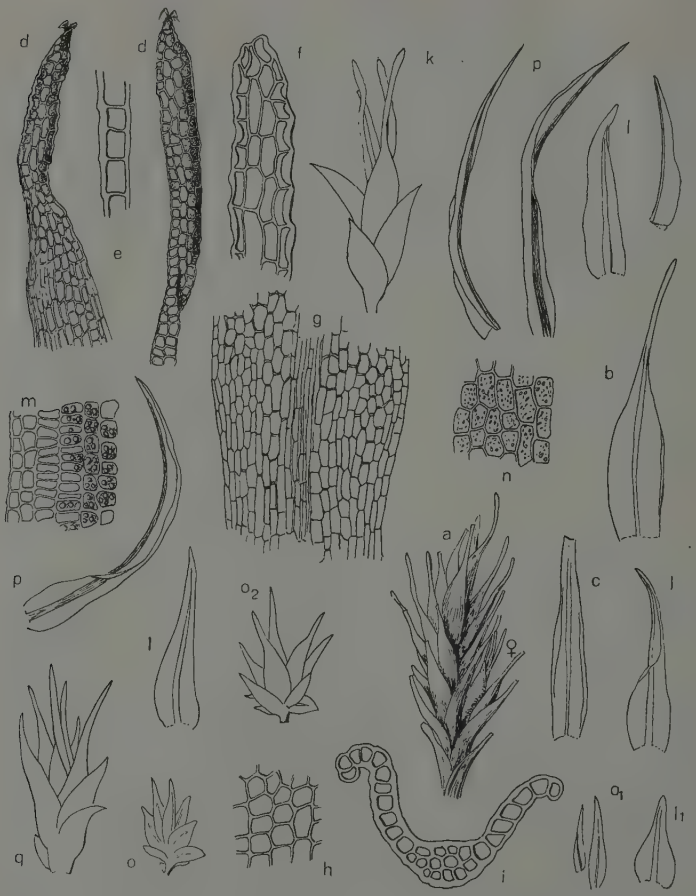
(leg. I. Györffy)[1]) beurteilt werden kann. An der Identität der letzteren, wie auch der von mir selbst am Eiger-Rotstock (Schweiz) gesammelten Exemplare mit der Limprichtschen Originalpflanze kann ich wegen der guten Übereinstimmung mit der Beschreibung des Autors nicht zweifeln. Ich habe sie infolgedessen in Ermangelung des Originals zur Abbildung benützt. Ganz wie bei *Molendoa tenuinervis* sind auch bei der neuen Art die seitenständigen Perichaetialknospen äußerst zahlreich vorhanden (auch die gelegentliche „Paarung" der Ästchen habe ich bei beiden Arten beobachtet). Als eindeutige Unterschiede gegenüber *M. tenuinervis* sind jedoch folgende Merkmale zu beachten: 1) Sehr steif aufrechte Blätter, 2) die Blattform, die sich durch die rasche Verschmälerung in eine lange, bandförmig flache, zu äußerst etwas verdickte und leicht abbrechende Spitze auszeichnet, 3) die Drehung der Blattspitze gegenüber der Basis um ca. 180°, 4) das Aussetzen der B. rippe an der Basis des riemenförmigen Blattendes und ihre homogene Struktur, 5) die zurückgeschlagenen Blattränder, 6) die sehr stark und charakteristisch verdickten Außenwände in der Blattspitze und 7) das Fehlen von Papillen. *M. Sendtneriana* unterscheidet sich durch ganz anders geformte, längere, mit zurückgebogener Rippe weit abstehende, von der Basis an gleichmäßig lang und scharf zugespitzte Blätter mit flachen Rändern[2]).

So eng nun auch die verwandtschaftlichen Beziehungen zu *M. tenuinervis* sein mögen und so merkwürdig die Entdeckung einer neuen Art in den schon so gut durchforschten Alpen erscheinen mag, so wenig möchte ich doch an dem Artwert dieser merkwürdigen, durch ihre hochgradig brüchigen Blätter und deren hochdifferenzierte, reservestoffreiche Bruchspitze ausgezeichneten Pflanze zweifeln. Ob dieselbe im Glocknergebiet ein eng umgrenztes Areal bewohnt oder wie die früher auch nur aus den hohen Tauern bekannte *M. tenuinervis* in den Alpen weiter verbreitet ist, muß noch abgewartet werden. Einstweilen kenne ich sie nur von dem einzigen Fundort: In Ritzen eines steilen Chloritschieferfelsens an dem Bergsporn zwischen Ködnitz- und Peischlachtal (Südseite der Hohen Tauern) bei ca. 2050 m, auf kalkreichem Detritus.

---

1) Eine ausführliche Beschreibung und Abbildung findet man in „Magyar Bot. Lapok (Ungar. Bot. Blätter) IX. 1910, S. 360—374, Taf. X u. XI, deutsche Zusammenfassung „Bryologische Beiträge zur Flora der Hohen Tatra", IX. Mitt. S. 368—373".

2) Mönkemeyers Auffassung der *Molendoa tenuinervis* als einer Varietät von *M. Sendtneriana* kann ich keinesfalls zustimmen, ebensowenig allerdings der Bemerkung Limprichts: „Wahrscheinlich liegt hier eine neue Gattung vor".



a—k. *Molendoa taeniatifolia* n. sp. — l—o. *M. tenuinervis* (leg. GYÖRFFY u. leg. HERZOG l und o_2), — p—q. *M. Sendtneriana*. — a. Stengelstück ca. 18/1 — b. St.blatt, ca. 37/1 — c. abgebrochenes Blatt, ca. 37/1 — d. 2 Blattspitzen, ca. 135/1 — e. Längsschnitt durch die riemenförmige B.spitze, ca. 260/1 — f. äußerste B.spitze, ca. 260/1 — g. basales Zellnetz ca. 135/1 — h. Laminazellen, ca. 260/1 —i. B. querschnitt in der B.mitte, ca. 260/1 — k. Perichaetium, ca. 37/1 — l. 4 St.blätter (l, dgl.) ca. 37/1 — m. Zellnetz d. B.randes (Mitte) ca. 260/1 — n. Zellnetz im unteren B.teil ca. 260/1 — o — o_2 Perichaetien u. P.blätter ca. 37/1 — p. 3 St.blätter, ca. 37/1 — q. Perichaetium, ca. 37/1.

Plastiden und Genmanifestation.

Von J. Schwemmle (Erlangen)

Oenothera Berteriana und *Oe. odorata* sind isogame Komplexheterozygoten. Die ♀ und ♂ Gameten der *Oe. Berteriana* übertragen die Komplexe B und *l*, die der *Oe. odorata* die Komplexe v und I. Aus den reziproken Kreuzungen wäre demnach je eine vierförmige Nachkommenschaft mit den Komplexkombinationen B · v, B · I, *l* · v und *l* · I zu erwarten.

In der Kreuzung *Oe.* (*Berteriana* × *odorata*) fehlen aber stets die B · v. Aus einer großen Anzahl von Kreuzungen hat sich dann ganz allgemein ergeben, daß die B · v nie auftritt, wenn der Komplex B durch die Eizellen, der Komplex v aber durch den Pollen übertragen wird. Die v-Pollenschläuche befruchten die Samenanlagen mit den den Komplex B enthaltenden Eizellen nicht, selbst wenn diese noch so reichlich vorhanden sind. Einen entsprechenden Fall selektiver Befruchtung hat Schütz nachgewiesen: bei der Selbstbestäubung der *Oe. Berteriana* (B · *l*) bevorzugen Pollenschläuche mit dem Komplex B Samenanlagen mit dem Komplex *l*, Pollenschläuche mit dem Komplex *l* Samenanlagen mit dem Komplex B. Normalerweise entstehen also nur wieder heterozygotische B · *l*. Dadurch wurde der Nachweis der Homozygoten B · B und *l* · *l* recht erschwert.

In der Kreuzung *Oe.* (*odorata* × *Berteriana*) finden wir die B · v, aber es fehlen die *l* · I. Diese sterben, wie Binder gezeigt hat, als Embryonen auf frühen Entwicklungsstadien ab, nur weil sie die von der Eizelle stammenden *odorata*-Plastiden besitzen. Da die *l*-Pollenschläuche nie *Berteriana*-Plastiden übertragen, mit denen die *l* · I schon als Embryonen allein lebensfähig sind, fallen die *l* · I in allen Kreuzungen aus, in denen Eizellen mit dem I-Komplex und *odorata*-Plastiden durch *l*-Pollenschläuche befruchtet werden.

Vergleichen wir die in den reziproken Kreuzungen *Oe.* (*Berteriana* × *odorata*) und *Oe.* (*odorata* × *Berteriana*) jeweils auftretenden *l* · v und B · I, so sind bemerkenswerte Unterschiede festzustellen. Die *l* · v und B · I aus der Kreuzung *Oe.* (*odorata* × *Berteriana*) sind schwächlich, die Blätter mehr oder weniger bleichgrün: die *odorata*-Plastiden ergrünen bei diesen Komplexheterozygoten nur unvollständig. Stammen sie dagegen aus der reziproken Kreuzung *Oe.* (*Berteriana* × *odorata*), so sind sie kräftig und normal grün, weil die *Berteriana*-Plastiden voll ergrünen können. Besonders auffallend aber ist die Metroklinie in

Blattgestalt und Röhrenlänge bei der B · I. Stammt sie aus der Kreuzung *Oe.* (*Bert.* × *od.*), so sind die Blätter stark gezähnt wie bei der *Oe. Berteriana;* bei der B · I aus der Kreuzung *Oe.* (*od.* × *Bert.*) sind sie dagegen durchaus *odorata*-ähnlich. Diese großen Unterschiede sind in den Folgegenerationen der B · I sogar noch ausgesprochener, wenn die B · I *od.*-Plasma, *od.*-Plastiden sich stark erholt hat und die Blätter fast normal grün sind, obwohl sie noch *odorata*-Plastiden besitzen. Diese auffallende Erholung, noch ausgesprochener übrigens bei der *l* · v *od.*-Plasma, *od.*-Plastiden, ist auf Grund umfangreicher Untersuchungen mit einer eigenartigen Eingewöhnung des Genoms in das fremde plasmatische Milieu erklärt worden. Es hat sich nun nachweisen lassen (u. a. SCHWEMMLE 1941), daß die Metroklinie der Blattgestalt ausschließlich durch die Plastiden verursacht ist. Eine B · I mit *odorata*-Plasma aber *Berteriana*-Plastiden hat stark gezähnte Blätter wie die B · I mit *Bert.*-Plasma und *Bert.*-Plastiden aus der Kreuzung *Oe.* (*Bert.* × *od.*). Dies konnte neuerdings wieder bestätigt werden. In der Kreuzung *Oe.* (*od.* × *Bert.*) waren 1941 infolge Übertragung ergrünungsfähiger *Bert.*-Plastiden sektorial gescheckte B · I aufgetreten. Es wurden nun gelbliche Zweige mit der *Oe. odorata* (v · I) gekreuzt. Die 1942 aufgezogenen B · I mit *od.*-Plasma und *od.*-Plastiden hatten Blätter, die denen der *Oe. odorata* durchaus glichen. In der Kreuzung grüner Zweige der gescheckten B · I aus *Oe.* (*odorata* × *Berteriana*) mit *odorata* dagegen hatten 10 B · I zwar *odorata*-Plasma, aber *Berteriana*-Plastiden; denn sie waren rein grün. Ihre Blätter waren aber stark gezackt, genau so wie die der B · I mit *Berteriana*-Plasma und *Berteriana*-Plastiden aus der Kreuzung *Oe.* (*Bert.* × *od.*). Eine B · I war infolge Übertragung von *odorata*-Plastiden der I-Pollenschläuche gescheckt. Dieser formative Einfluß der Plastiden hat sich übrigens bis jetzt nur für die *odorata*-Plastiden nachweisen lassen.

Metroklin sind auch die Hypanthien der B · I. Die der *Oe. odorata* sind länger als die der *Oe. Berteriana.* Die B · I aus *Oe.* (*od.* × *Bert.*) hat um etwa 10% längere Röhren als die B · I aus *Oe.* (*Bert.* × *od.*). Wenn gerade bei der B · I auch ein Einfluß des Plastidom auf die Röhrenlänge nachgewiesen werden konnte (s. SCHWEMMLE 1941 S. 327), so ist doch die Röhrenverlängerung in erster Linie durch das *odorata*-Plasmon bedingt. Deshalb haben auch die *l* · v mit *od.*-Plasma längere Röhren als die *l* · v mit *Berteriana*-Plasma, und gleiches gilt für die B · *l* mit *odorata*-Plasma, aber *Berteriana*-Plastiden — nur mit diesen ist sie lebensfähig — im Vergleich mit der ursprünglichen B · *l* (*Oe. Berteriana*), sowie für eine ganze Reihe anderer Komplexheterozygoten.

Werden nun die B · I aus den reziproken Kreuzungen *Oe.* (*Bert.* × *od.*) selbstbestäubt, so stellt man eine allmählich verlaufende Röhrenverkürzung fest. In einem speziellen Fall waren die Röhren der B · I F_1 *od.*-Plasma, *od.*-Plastiden 37,6 mm lang, die der B · I F_9 *od.*-Plasma, *od.*-Plastiden 35,6 mm. Die vergleichbaren Werte sind für die B · I F_1 *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd. 34,0 mm, für die B · I F_7 *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd. 31,2 mm. Die bei den F_1 schon vorhandenen, durch das Plasmon in erster Linie bedingten Längenunterschiede bleiben also erhalten, weil die Röhrenverkürzung gleichsinnig verläuft. (Wegen weiterer Werte s. Schwemmle 1938, S. 508). Wodurch ist aber die auffallende Röhrenverkürzung bedingt? Kreuzt man die B · I F_1 und F_{10} *Bert.*-Pl. sowie die B · I F_1 und F_9 *od.*-Pl. mit der als Test verwendeten Homozygote I · I als ♀, so haben die aus diesen 4 Kreuzungen erhaltenen B · I — der B-Komplex stammt dabei von den verschiedenen eingekreuzten B · I — die Röhrenlängen 34,6 mm, 34,4 mm, 34,1 mm und 32,1 mm. Daraus entnehmen wir, daß der B-Komplex der B · I F_9 *od.*-Pl. kürzere Röhren vererbt als der B-Komplex der B · I F_1 *od.*-Pl. bzw. der B · I F_1 und B · I F_{10} *Bert.*-Pl. Es muß also der B-Komplex bei der B · I F_9 *od.*-Plasma, nicht aber bei der B · I F_{10} *Bert.*-Plasma, irgendwie verändert worden sein. Es hat sich nun in umfangreichen Untersuchungen nachweisen lassen, daß ganz allgemein die Komplexe B und *l* im *odorata*-Plasma, die Komplexe v und I im *Berteriana*-Plasma eine in der Röhrenverkürzung erfaßte Veränderung erfahren. Ob diese als Inaktivierung gedeutete Änderung der Komplexe durch das artfremde Plasmon oder Plastidom verursacht und ob sie reversibel oder irreversibel ist, konnte noch nicht entschieden werden. Die dafür notwendigen langwierigen Untersuchungen sind im Gange. Es wurde viel Mühe auf den Nachweis verwendet, daß die festgestellte Veränderung der Komplexe nicht etwa durch polymere Spaltungen bedingt ist. Bei einer kritischen Besprechung der Untersuchungen über die Röhrenverkürzung genügt es also nicht, lediglich auf die Möglichkeit solcher Spaltungen, die von Anfang an nicht außer acht gelassen wurden, hinzuweisen, sondern es muß die Beweisführung, daß die Änderung der Komplexe nicht durch Spaltungen bedingt sein kann, erst einmal auf ihre Richtigkeit geprüft werden.

Es war aber zweifellos erwünscht, eine solche Umprägung durch das fremde Plasmon oder auch vielleicht Plastidom für einen einzigen, leicht erfaßbaren Faktor nachzuweisen. Über Untersuchungen in dieser Richtung soll nachfolgend berichtet werden.

Die Petalen der *Oe. Berteriana* (B · *l*), *959*[1]), sind an der Basis hellbraun getupft. Diese Tupfung ist durch den Faktor T des Komplexes *l* bedingt. Deshalb sind auch die Petalen der *l* · v und *l* · I, nicht aber die der B · I, aus der Kreuzung *960* (B · *l* × v · I) getupft; doch ist die Tupfung bei der *l* · I viel intensiver als bei der B · *l* und *l* · v. Der Grad der unterschiedlichen Ausprägung sei mit II für B · *l* und *l* · v, mit III für *l* · I gekennzeichnet (s. Übersicht)[2]). Die

Lfde Nr.	Prot. Nr.		Stärke der Tupfung bei B · *l*	*l* · v	*l* · I
959	0142	B · *l* (*Oe. Berteriana*)	II		
960	3042	B · *l* × v · I		II	III
961—963	22—2442	*l* · v F_3 *Bert.*-Plasma, *Bert.*-Plastiden		II	
964	1042	*l* · v F_{13} *Bert.*-Plasma, *Bert.*-Plastiden		II	
965	1142	*l* · v F_{14} *od.*-Plasma, *od.*-Plastiden		0+	
966	3142	v · I × B · *l*		?	
967	2942	*l* · v F_2 *od.*-Plasma, *od.*-Plastiden		I	
968	8542	*l* · v F_{13} *od.*-Plasma, *od.*-Plastiden × v · I..		0+	
969	3442	B · *l* × *l* · v F_{13} *od.*-Plasma, *od.*-Plastiden ..	I	II	
970	3642	v · I *Bert.*-Plasma, *Bert.*-Plastiden ×			
		l · v F_{13} *od.*-Plasma, *od.*-Plastiden		0+	II
971	8142	v · I *Bert.*-Plasma, *Bert.*-Plastiden × B · *l* ..		II	III
972	3542	v · I *Bert.*-Plasma, *Bert.*-Plastiden ×			
		l · v F_{12} *Bert.*-Plasma, *Bert.*-Plastiden		II	
973	3242	*l* · v F_{13} *Bert.*-Plasma, *Bert.*-Plastiden × B · *l*	II	II	
974	3342	*l* · v F_{13} *od.*-Plasma, *od.*-Plastiden × B · *l* ..	I	I	
975	0242	B · *l* F_{10} *od.*-Plasma, *Bert.*-Plastiden	II		
976	3742	B · *l* F_5 *od.*-Plasma, *od.*-Plastiden × v · I....		II⁻	III⁻
977—979	55—5742	B · *l* F_3 aus			
		B · *l* × *l* · v F_{11} *od.*-Plasma, *od.*-Plastiden ..	I		

Übersicht über die Stärke der Tupfung bei den B · *l*, *l* · v und *l* · I aus Selbstungen und Kreuzungen.

1) Die kursiv gedruckten Zahlen bedeuten jeweils die laufende Nummer der Aufzucht. Sie sind immer angegeben, um das Auffinden der Tupfungsstärke in der Übersicht zu erleichtern.

2) Um die Stärke der Tupfung möglichst objektiv festzustellen, wurden, nachdem ich selbst den Vergleich zweimal durchgeführt hatte, Petalen der B · *l*, *l* · v und *l* · I von möglichst vielen Pflanzen aller Aufzuchten auf weißer Unterlage ausgelegt und die Stärke der Tupfung ohne Kenntnis der Herkunft von Frl. Dr. Winer-Günther und Herrn Dr. Haustein bestimmt. Diese Vergleiche wurden dann wiederholt. Alle Feststellungen stimmten völlig überein. Meinen beiden Assistenten danke ich auch an dieser Stelle für diese Mithilfe. Frl. Dr. Winter-Günther war mir außerdem auch bei den Aufzuchten behilflich.

$l \cdot$ v spaltet in den Folgegenerationen, durch die Chromosomenanordnung bedingt, nicht nach Tupfung. Die Petalen aller Pflanzen der F_2 (1941 aufgezogen) und F_3, *961—963*, sind noch genau so getupft wie die Petalen der $l \cdot$ v aus der ursprünglichen Kreuzung (B $\cdot$ *l* × v $\cdot$ I). Bei der $l \cdot$ v F_{13} *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd., *964*, ist die Tupfung sogar ein klein wenig stärker; doch sind die Unterschiede sehr geringfügig. Das sollte aber erwähnt werden, weil auch die B $\cdot$ *l* aus der Kreuzung *973* (*l* $\cdot$ v F_{12} *Bert.*-Plasma, *Bert.*-Plstd. × B $\cdot$ *l*) ebenfalls etwas stärker getupft waren. In der Übersicht sind diese Unterschiede nicht berücksichtigt. Sie wären übrigens leicht zu erklären.

Dagegen haben wir in der F_2 der $l \cdot$ I eine ganz klare monohybride Spaltung. Da der Faktor T eng gekoppelt ist mit dem Pollensterilitätsfaktor s, sind die TT-Pflanzen pollensteril, die Tt-Pflanzen fertil, die tt-Pflanzen ungetupft fertil. Die Spaltung wird dadurch ermöglicht, daß das Chromosom mit den Faktoren T und s bei der $l \cdot$ I zum Partner eines freien Chromosomenpaares geworden ist.

Auffallenderweise sind aber die Petalen der $l \cdot$ v F_{14} *od.*-Pl., *od.*-Plstd., *965*, praktisch ungetupft. Vergleicht man sie mit denen der ungetupften *Oe. odorata*, so erkennt man an der Basis beiderseits des Mittelnervs doch noch einen ganz lichten bräunlichen Anflug. Die Stärke der Tupfung sei mit O^+ bezeichnet. Der Tupfungsfaktor ist bei der $l \cdot$ v F_{14} *od.*-Pl., *od.*-Plstd. nicht etwa abgesprengt — so wenig wie bei den $l \cdot$ v *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd. —, was durch Kreuzungen bewiesen wurde, sondern der Tupfungsfaktor vermag sich unter dem Einfluß des fremden *od.*-Plasmas oder der *od.*-Plastiden — eine Entscheidung ist zunächst nicht möglich — nicht mehr zu manifestieren; er wurde inaktiviert. So wie der Tupfungsfaktor können doch wohl auch die im einzelnen nicht faßbaren, die Blütenröhrenlänge bestimmenden Faktoren im fremden Plasma in ihrer Manifestation gehemmt werden; eine Röhrenverkürzung wäre die Folge, die als eine Änderung der Komplexe im fremden Plasma gedeutet wurde. Ist bei diesen die Inaktivierung nachgewiesenermaßen allmählich erfolgt, so gilt gleiches auch für den Tupfungsfaktor. Die $l \cdot$ v aus der Kreuzung *966 Oe.* (*od.* × *Bert.*) war infolge mangelhafter Ergrünung der *od.*-Plstd. so schwächlich, daß die Tupfungsstärke nicht ermittelt werden konnte. Sie blühte noch nicht, wie diese verglichen wurde. Der Vergleich muß aber dann durchgeführt werden, wenn die Pflanzen in voller Blüte stehen. Gegen das Ende der Vegetationsperiode wird z. B. bei den B $\cdot$ *l* die Tupfung viel schwächer. Bei den bereits etwas erholten $l \cdot$ v F_2 *od.*-Pl., od.-Plstd., *967*, ist die Tupfung wesentlich schwächer (mit I bezeichnet) und ver-

liert sich in den späteren Generationen fast völlig. Durch Aufzucht der F_3, F_4 usw. in den nächsten Jahren wird festzustellen sein, wieviele Generationen zur maximalen Inaktivierung des Tupfungsfaktors im fremden Plasma notwendig sind. Das Auswechseln des v-Komplexes der $l \cdot v\ F_{13}$ *od.*-Plasma, *od.*-Plstd. gegen den v-Komplex der *Oe. odorata* ändert an der Stärke der Tupfung nichts: die $l \cdot v$ aus der Kreuzung *968* ($l \cdot v\ F_{13}$ *od.*-Pl., *od.*-Plstd. $\times$ v · I) haben die gleiche Stärke der Tupfung (O^+) wie die $l \cdot v\ F_{14}$ *od.*-Pl., *od.*-Plstd. Der v-Komplex der $l \cdot v\ F_x$ *od.*-Pl. ist auch sonst nicht verändert gefunden worden.

Es war nun zu prüfen, ob diese Inaktivierung des Tupfungsfaktors irreversibel oder reversibel ist. Möglicherweise konnte sich der Tupfungsfaktor, in sein altes plasmatisches Milieu zurückverlagert, wieder gleich in voller Stärke manifestieren. In der Kreuzung *969* ($B \cdot l \times l \cdot v\ F_{13}$ *od.*-Pl., *od.*-Plstd.) sind die $l \cdot v$ so stark getupft (Stärke II) wie die $l \cdot v$ aus der ursprünglichen Kreuzung *960* *Oe.* (*Bert.* $\times$ *od.*); denn ihr Komplex l mit dem Tupfungsfaktor stammt von der *Oe. Berteriana*. Die $B \cdot l$ aus dieser Kreuzung dagegen sind deutlich schwächer getupft (Stärke I). Sie haben ja den l-Komplex mit dem offensichtlich auch jetzt noch inaktivierten Tupfungsfaktor der $l \cdot v\ F_{13}$ *od.*-Pl., *od.*-Plstd. Wenn diese $B \cdot l$ mit der Stärke I stärker getupft sind als die $l \cdot v\ F_{14}$ *od.*-Pl., *od.*-Plstd., so darf daraus keineswegs der Schluß gezogen werden, daß der Tupfungsfaktor, jetzt in sein altes plasmatisches Milieu der *Oe. Berteriana* zurückverlagert, sich bereits besser zu manifestieren vermöge. Es kann sich ja der Tupfungsfaktor, inaktiviert wie er ist, bei der $B \cdot l$ anders manifestieren als bei der $l \cdot v$; ist doch auch die $l \cdot I$ aus der Kreuzung *Oe.* (*Bert.* $\times$ *od.*) stärker getupft als die $l \cdot v$ aus der gleichen Kreuzung. Tatsächlich sind denn auch die $l \cdot v$ der Kreuzung *970* (v · I *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd. $\times$ $l \cdot v\ F_{13}$ *od.*-Pl., *od.*-Plstd.) so wenig getupft (Stärke O^+) wie die $l \cdot v\ F_{14}$ *od.*-Pl., *od.*-Plstd., obwohl der Tupfungsfaktor in sein altes plasmatisches Milieu zurückverlagert wurde. Es ist kein Anzeichen einer besseren Manifestation als Zeichen einer beginnenden reversiblen Änderung vorhanden, obwohl der l-Komplex bzw. der Tupfungsfaktor jetzt der schädigenden Wirkung des fremden Plasmas entzogen ist. Die $l \cdot I$ sind viel heller getupft (Stärke II) als die $l \cdot I$ sonst. Das ist nicht verwunderlich; denn ihr $l \cdot$ Komplex mit dem inaktivierten Tupfungsfaktor stammt ja von der $l \cdot v\ F_{13}$ *od.*-Pl., *od.*-Plstd. Wenn in den eben besprochenen beiden Kreuzungen die $B \cdot l$ und $l \cdot I$ getupft sind, wenn auch merklich abgeschwächt, so zeigt dies aufs deutlichste, daß die praktisch ungetupfte $l \cdot v\ F_{13}$ *od.*-

Pl. den Tupfungsfaktor nach wie vor enthält, der sich hier nur nicht mehr zu entfalten vermag.

In den Vergleichskreuzungen *971* (v · I *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd. × B · *l*), *972* (v · I *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd. × *l* · v F_{12} *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd.) und *973* (*l* · v F_{12} *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd. × B · *l*) sind die B · *l*, *l* · v und *l* · I ihrer genetischen Konstitution entsprechend getupft, wieder ein Zeichen, daß bei der *l* · v F_{12} *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd. der Tupfungsfaktor, stets in seinem alten plasmatischen Milieu, völlig unverändert geblieben ist.

Jedenfalls zeigen die obigen Kreuzungen, daß der durch den Einfluß des fremden Plasmas inaktivierte Tupfungsfaktor durch den Pollen übertragen wird und er sich auch nach der Rückverlagerung in sein altes plasmatisches Milieu erst noch nicht besser zu entfalten vermag. Durch Selbstungen der schwächer getupften B · *l*, *l* · v und *l* · I aus den Kreuzungen *969* (B · *l* × *l* · v F_{13} *od.*-Pl., *od.*-Plstd.) und *970* (v · I *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd. × *l* · v F_{13} *od.*-Pl., *od.*-Plstd.) durch mehrere Jahre hindurch wird nachzuweisen sein, ob der Tupfungsfaktor seine alte Stärke wird wieder erhalten können, wenn er nur lange genug sich mit *Berteriana*-Plasma und *Berteriana*-Plastiden wird entfalten können. In diesem Falle wäre die Inaktivierung des Tupfungsfaktors reversibel. Für diese Möglichkeit sprechen bereits einige Beobachtungen.

In der Kreuzung *974* (*l* · v F_{13} *od.*-Pl., *od.*-Plstd. × B · *l*) sind die B · *l* nur lebensfähig, wenn durch die B-Pollenschläuche *Berteriana*-Plastiden übertragen wurden. Sie sind dann mehr oder weniger stark gescheckt. Unter den 7 Schecken war 1 Pflanze bis auf einen einzigen kleinen gescheckten Seitentrieb rein grün. Die Petalen der Blüten dieser Pflanze sowie der grünen Zweige der stärker gescheckten B · *l* waren in Übereinstimmung mit der reziproken Kreuzung *969* (B · *l* × *l* · v F_{13} *od.*-Pl., *od.*-Plstd.) nur schwach getupft (Stärke I); enthalten doch diese B · *l* den inaktivierten Tupfungsfaktor der als ♀ verwendeten *l* · v F_{13} *od.*-Pl., *od.*-Plstd. Wenn die *l* · v dieser Kreuzung mit dem *l*-Komplex der *Oe. Berteriana* nur schwach getupft sind (Stärke I), so ist das ein Hinweis darauf, daß der Tupfungsfaktor, gleich nachdem er in das fremde plasmatische Milieu übertragen ist, sich nicht voll zu entfalten vermag. Demzufolge dürften auch schon die *l* · v aus der Kreuzung *Oe.* (*odorata* × *Berteriana*) bereits schwächer getupft sein. Dies ist noch zu prüfen.

Demgegenüber sind die B · *l* F_{10} *od.*-Pl., *Bert.*-Plastiden von *975*, die auf die B · *l* der Kreuzung (*l* · v F_4 *od.*-Pl., *od.*-Plstd. × B · *l*) zurückgehen, genau so stark getupft wie die ursprüngliche *Oe. Berteriana* (B · *l*), obwohl sie den *l*-Komplex mit dem erst inaktivierten Tupfungs-

faktor der $l \cdot$ v F_4 *od.*-Pl., *od.*-Plstd. enthalten. Leider ist die Stärke der Tupfung der $l \cdot$ v F_4 *od.*-Pl., *od.*-Plstd. seinerzeit nicht notiert worden. Auf sie geht aber die oben für die Kreuzungen verwendete praktisch ungetupfte $l \cdot$ v F_{13} zurück. Der Tupfungsfaktor vermag sich jetzt wieder in voller Stärke zu manifestieren. Damit stimmt überein, daß die $l \cdot$ v und $l \cdot$ I aus der Kreuzung *976* (B · *l* F_5 *od.*-Pl., *Bert.*-Plstd. × v · I) nahezu normal getupft sind (Stärke II^- bzw. III^-). Wenn eine ganz geringe Aufhellung zu erkennen ist, so könnte das entweder dadurch bedingt sein, daß bei der B · *l* F_5 *od.*-Pl., *Bert.*-Plstd. die Erholung des erst inaktivierten Tupfungsfaktors noch nicht abgeschlossen ist, oder aber dadurch, daß das *odorata*-Plasma bei den $l \cdot$ v und $l \cdot$ I eine geringe Abschwächung verursacht. Durch geeignete Kreuzungen könnte diese Frage geklärt werden.

Die B · *l* aus *977—979*, die F_3 einer B · *l* aus der Kreuzung (B · *l* × $l \cdot$ v F_{11} *od.*-Pl., *od.*-Plstd.), sind merklich schwächer getupft (Stärke I). Das ist wohl ein Hinweis darauf, daß die Erholung des Tupfungsfaktors gleichwie seine Inaktivierung längere Zeit in Anspruch nimmt.

Nun haben die B · *l* aus *975*, deren Petalen wieder normal getupft sind, zwar *Berteriana*-Plastiden — nur mit solchen sind sie ja lebensfähig —, aber entsprechend ihrer Herkunft *odorata*-Plasma. Deshalb sind ihre Röhren merklich länger als die der ursprünglichen *Oe. Berteriana* (B · *l*). Trotzdem hat sich der Tupfungsfaktor vollständig erholt. Es würde demzufolge allein die Anwesenheit der *Berteriana*-Plastiden genügen, um den reversiblen Vorgang zu ermöglichen. Das *odorata*-Plasma würde dabei keine oder nur eine noch festzustellende geringe Rolle spielen. Daraus kann doch wohl der Schluß gezogen werden, daß bei der $l \cdot$ v *od.*-Pl., *od.*-Plstd. die Inaktivierung des Tupfungsfaktors in erster Linie unter dem Einfluß der *od.*-Plstd. erfolgt. Um dies zu beweisen, braucht nur eine $l \cdot$ v. mit *Berteriana*-Plasma, aber *odorata*-Plastiden, wie sie aus der Selbstung einer gescheckten $l \cdot$ v aus der Kreuzung *Oe.* (*Bert.* × *od.*) erhalten werden kann, durch mehrere Generationen geselbstet und auf Tupfung geprüft zu werden. Entsprechende Untersuchungen sind mit einer $l \cdot$ v mit *odorata*-Plasma und *Berteriana*-Plastiden, die sich allerdings etwas umständlicher herstellen läßt, durchzuführen.

Daß die Plastiden die Genmanifestation zu beeinflussen vermögen, entnehmen wir aus der ausgesprochenen Metroklinie der Blätter bei den B · I aus den reziproken Kreuzungen *Oe.* (*Bert.* $\overset{\times}{\times}$ *od.*). Bei der B · I mit *Berteriana*-Plastiden vermögen sich die die Blattform bestimmenden, im einzelnen nicht faßbaren Faktoren des B-Komplexes

besser zu entfalten, und dadurch werden die Blätter ähnlich denen der *Oe. Berteriana*. Bei der B · I mit *odorata*-Plastiden dagegen werden eben diese Faktoren des B-Komplexes in ihrer Entfaltung gehemmt, die Form des Blattes wird jetzt stärker durch die entsprechenden Faktoren des I-Komplexes bestimmt; die Blätter gleichen jetzt denen der *Oe. odorata* (v · I). In den späteren Generationen der B · I ist die Metroklinie nicht abgeschwächt, eher, wie nachgewiesen, verstärkt. Offenbar werden die Faktoren, je länger sie unter dem Einfluß der fremden Plastidensorte stehen, desto stärker gehemmt. Nicht anders ist es bei dem Tupfungsfaktor des *l*-Komplexes. Dieser vermag sich mit den *Berteriana*-Plastiden voll zu entfalten. Mit den *odorata*-Plastiden dagegen wird er in seiner Entfaltung gehemmt, die Tupfung wird abgeschwächt und verschwindet in späteren Generationen fast völlig, weil der Tupfungsfaktor immer stärker in seiner Manifestation gehemmt wird.

Wird der B-Komplex der B · I *od.* Pl., *od.* Plstd. mit *odorata*-ähnlichen Blättern dem Einfluß der *odorata*-Plastiden entzogen und wieder mit den *Berteriana*-Plastiden kombiniert, so ist hinsichtlich der Blattgestalt von einer Nachwirkung nichts zu merken. Der Tupfungsfaktor verhält sich hierin grundsätzlich anders. Inaktiviert, wie er ist, vermag er sich jetzt auch mit den *Berteriana*-Plastiden nicht mehr voll zu entfalten. Erst allmählich wird die unter dem Einfluß der *odorata*-Plastiden erfolgte Inaktivierung aufgehoben.

Diese Inaktivierung des Tupfungsfaktors unter dem Einfluß der *odorata*-Plastiden entspricht der ebenfalls als Inaktivierung gedeuteten Veränderung der Komplexe im artfremden Plasma, die in der Röhrenverkürzung erfaßt wird. Diese erfolgt ebenfalls allmählich, und die inaktivierten Komplexe werden ebenfalls durch den Pollen übertragen. Ob diese Veränderung der Komplexe durch das fremde Plasma oder aber gleichwie bei dem Tupfungsfaktor durch die Plastiden verursacht ist, bleibt noch zu untersuchen, ebenso, ob sie reversibel ist oder nicht. Ergänzend sei noch darauf hingewiesen, daß auch die Deutung der eigenartigen Erholung der erst schwächlichen *l* · v und B · I mit *od.*-Plastiden in den Folgegenerationen sich den oben skizzierten Vorstellungen gut eingefügt.

Es ist noch nicht möglich, für diese eigenartige Inaktivierung des Tupfungsfaktors unter dem Einfluß der *odorata*-Plastiden, um bei diesem Beispiel zu bleiben, die wir uns als eine Hemmung der Bildung von Genstoffen vorstellen können, und die hernach wahrscheinlich ganz allmählich wieder abklingt, eine befriedigende Erklärung zu geben. Vielleicht ist es möglich, einen vergleichbaren biochemischen Modell-

versuch zu finden. Zunächst müssen noch ergänzende Untersuchungen, wie sie an verschiedenen Stellen angegeben wurden, durchgeführt werden. Da diese aber wieder längere Zeit in Anspruch nehmen, sollte doch über die seitherigen Befunde berichtet werden.

Zusammenfassung.

1. Der Faktor T des Komplexes *l* der *Oenothera Berteriana* bedingt eine Tupfung der Petalen. Er vermag sich bei der *l* · v mit *odorata*-Plasma und *odorata*-Plastiden unter dem Einfluß des fremden plasmatischen Milieus immer weniger zu manifestieren. Er wird inaktiviert.

2. In sein altes plasmatisches Milieu zurückverlagert, kann er sich nicht gleich wieder in der normalen Stärke entfalten. Gleichwie für die Inaktivierung werden für die Erholung mehrere Generationen notwendig sein.

3. Die seitherigen, allerdings noch zu ergänzenden Untersuchungen lassen den Schluß zu, daß die Erholung und vielleicht auch die Inaktivierung des Tupfungsfaktors lediglich unter dem Einfluß der Plastiden erfolgt. Das Plasma spielt dabei keine oder nur eine untergeordnete Rolle.

4. Die Befunde fügen sich der Deutung gut ein, die für die eigenartige Röhrenverkürzung und Erstarkung der mit *odorata*-Plastiden erst schwächlichen Komplexverbindungen in den Folgegenerationen gegeben wurde.

Belege[1]).

959 0142 = 0141 B · *l* Pf. 1 selbst. 30 Keimlinge (400 Samen von 426 gekeimt = 93,9 %), 30 Pflanzen in Töpfen, 27 Pflanzen aufs Feld. 25 B · *l*. Ausfall 5. Petalen normal getupft (Stärke II).

960 3042 = 0141 B · *l* × 0341 v · I. 195 K. (315 Sa. von 344 gek. = 91,3 %), 191 Pf. in Tö., 190 Pfl. aufs Feld. 87 B · I unget., 74 *l* · v (davon 31 gescheckt) normal getupft (Stärke II), 24 *l* · I (davon 1 gescheckt), stark get. (Stärke III); Summe 185, Ausfall 10.

961 2242 = 4841. *l* · v F_2 *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd. Pfl. 1 selbst. 15 K., 14 Pfl. in Tö. 12 *l* · v normal get. (Stärke II), 2 v · v. Ausf. 1.

962 2342 = 4841 *l* · v F_2 *Bert.*-Plasma, *Bert.*-Plstd. Pf. 2 selbst. 15 K., 15 *l* · v normal get. (Stärke II), Ausf. 0.

963 2442 = 4841 *l* · v F_2 *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd. Pf. 3 selbst. 15 K., 15 Pf. in Tö. u. aufs Feld, 14 *l* · v normal get. (Stärke II), Ausf. 1.

964 1042 = 1041 *l* · v F_{12} *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd. Pf. 1 selbst. 60 K. (161 Sa. von 199 gek. = 80,9 %), 60 Pfl. in Tö. u. aufs Feld, 58 *l* · v normal get. (Stärke II), 1 v · v, 1 Abw., Ausf. 0.

1) Die kursiv gedruckten Zahlen bedeuten die laufenden Nummern der Aufzuchten, die andern die Protokollnummern. Die lfd. Nummern schließen an die von Schwemmle 1941 an. Sämtliche Protokollnummern wurden 1942 aufgezogen.

965 1142 = 1141 *l*·v F_{13} *od.*-Plasma, *od.*-Plstd. Pf. 1 selbst. 60 K. (118 Sa. von 159 gek. = 74,2 %), 59 Pf. in Tö., 56 Pf. aufs Feld, 53 *l*·v Ausf. 7. Die *l*·v sehr gut erholt; schon die Kotyledonen meist normal grün, nur bei wenigen Keimlingen lichter grün; Blätter etwas heller, gelbstichig grün. Unmerklich getupft; an der Basis beiderseits des breiten Mittelnervs ein kaum sichtbarer, hellbräunlicher Hauch.

966 3142 = 0341 v·I × 0141 B·*l*. 105 K. (105 Sa. von 123 gek. = 85,4 %). 102 Pf. in Tö., davon 71 B·I, 14 *l*·v, 17 B·v. Die *l*·v-Keimlinge sind so kümmerlich wie sonst; Kotyledonen mit weiß-gelblicher Basis, Folgeblättchen schmal, gelblich. Zum größten Teil ausgefallen. Auf Versuchsfeld nur noch 3 schwächliche *l*·v mit stark gelblichen, nur an der Spitze zuweilen grünlichen Blättern. Tupfung nicht feststellbar, da zur Zeit der Untersuchung noch nicht blühend.

967 2942 = 4241a *l*·v F_1 *od.*-Pl., *od.*-Plstd. ziemlich schwächliche Pfl. selbst. 15 K. (15 Sa. von 159 gek. = 9,4 %), 12 Pf. in Tö., 10 Pfl. aufs Feld, 10 *l*·v, Ausf. 5. Keimlinge erst kaum besser entwickelt als die von 3142 v·I × B·*l*. Späterhin aber deutlicher Unterschied. Insgesamt bei vorhandenen Größenunterschieden Ausbleichung geringer als bei *l*·v F_1 *od.*-Plasma, Anzeichen beginnender Erholung. Petalen schwach get. (Stärke I).

968 8542 = 1141 *l*·v F_{13} *od.*-Pl., *od.*-Plstd. Pf. 1 × 0341 v·I Pf. 1. 47 K. (48 Sa. von 69 gek. = 69,6 %), 43 Pf. in Tö., 26 *l*·v, 1 v·v, 6 v·I, 4 Abw., Su. 37, Ausf. 10. *l*·v in Übereinstimmung mit den Kreuzungen anderer Jahre auffallend gut entwickelt, wenn auch die Auswechslung des v-Komplexes der *l*·v gegen den der v·I nicht ohne Einfluß bleibt. So sind im Vergl. zu der völlig erholten *l*·v F_{14} *od.*-Pl., *od.*-Plstd. die Kotyledonen in der unteren Hälfte stark gelblich aufgehellt; die Folgeblätter der Keimlinge sind gut entwickelt, lichtgrün, vielfach mit gelblicher, wolkiger Aufhellung zwischen den Nerven. Auf dem Feld sind diese *l*·v dann doch insgesamt so kräftig wie die *l*·v F_{14} *od.*-Pl., *od.*-Plstd.; nur sind z. T. die Blätter etwas verwaschen gelblich-fleckig. Tupfung so schwach wie bei *965* *l*·v F_{14} *od.*-Pl., *od.*-Plstd. (Stärke 0+). Die 4 abweichenden K. mit weißgelben Kotyledonen ohne Folgeblätter sind in ihrer Konstitution nicht feststellbar, da sie bald eingehen; vielleicht sind es *l*·I, die, sonst als Embryonen absterbend, sich hier etwas weiter entwickelt haben.

969 3442 = 0141 B·*l* Pf. 1 × 1141 *l*·v F_{13} *od.*-Pl., *od.*-Plstd. Pf. 1. 90 K. 88 Pf. in Tö., 85 Pf. aufs Feld, 49 B·*l*, 35 *l*·v, davon 26 gescheckt Su. 84, Ausf. 6. B·*l* typisch entwickelt, Tupfung aber schwächer (Stärke I). Die normalen *l*·v dagegen auch mit der üblichen Tupfung (Stärke II).

970 3642 = 0539 v·I F_{12} *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd. Pf. 1 × 1639 *l*·v F_{11} *od.*-Pl., *od.*-Plstd. Pf. 1. 75 K. (222 Sa. von 251 gek. = 88,4 %), 75 Pf. in Tö., 73 Pf. aufs Feld, 39 *l*·v, 19 *l*·I, 3 v·I, 3 v·v, 3 Abw., Su. 67, Ausf. 8. *l*·v so kräftig entwickelt wie immer mit *Bert.*-Plstd., keine Scheckung, da *l*-Pollenschläuche keine Plastiden, hier *od.*-Plstd., übertragen. So schwach getupft wie *l*·v F_{14} *od.*-Pl., *od.*-Plstd. (Stärke 0+). Die *l*·I viel schwächer getupft (Stärke II) als sonst. Die abweichenden Pfl. wohl trisome Mutanten.

971 8142 = 0541 v·I F_{14} *Bert.*-Pl,, *Bert.*-Plstd. Pfl. 1 × 0141 B·*l* Pfl. 1. 104 K. (104 Sa. von 107 gek. = 97,2 %), 101 Pf. in Tö., 100 Pf. aufs Feld. 35 B·I, 26 *l*·v, 38 *l*·I, 1 Abw., Su. 100, Ausf. 4. Tupfung der *l*·v (Stärke II) und *l*·I (Stärke III) normal.

972 3542 = 0539 v · I F_{12} *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd. Pf. 1 × 1539 *l* · v F_{10} *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd. Pf. 1. 34 K. (100 % gek.), 33 Pf. in Tö. und aufs Feld. 1 *l* · v, 31 v · I, Su. 32, Ausf. 2. Auffallenderweise nur 1 *l* · v, diese normal getupft (Stärke II).

973 3242 = 1041 *l* · v F_{12} *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd. Pf. 1 × 0141 B · *l* Pf. 1. 45 K. (62 Sa. von 77 gek. = 80,5 %), 42 Pf. in Tö. und aufs Feld, 30 B · *l*, 11 *l* · v, Su. 41, Ausf. 4. *l* · v normal getupft (Stärke II). Die B · *l* mit etwas intensiverer Tupfung, wie übrigens auch die *l* · v F_{13} *Bert.*-Pl., *Bert.*-Plstd. Da aber der Unterschied sehr geringfügig ist, bleibt er hier unberücksichtigt (Stärke II).

974 3342 = 1141 *l* · v F_{13} *od.*-Pl., *od.*-Plstd. Pf. 1 × 0141 B · *l* Pf. 1. 58 K. (59 Sa. von 83 gek. = 71,1 %), 56 Pf. in Tö. (Auszählg. dieser Pf. in Tö. ergibt: 2 B · v, 9 B · *l*-Kümmerlinge nur mit *od.*-Plstd., Kotyledonen weißlich gelb, Folgeblätter fast durchweg fehlend, 7 B · *l* gescheckt, 35 *l* · v, diese schwächlich, aber doch insgesamt besser entwickelt als die der Kreuzung v · I × B · *l*), 37 Pf. aufs Feld, 2 B · v, 7 B · *l* gescheckt, davon 1 nur mit einem einzigen schwach gescheckten Seitentrieb, sonst grün, mit *Bert.*-Plstd., 1 nur schwach gescheckt mit grünem Haupttrieb, die 5 restlichen B · *l* mehr oder weniger stark gescheckt, 13 *l* · v, Su. 22, Ausfall 36. *l* · v infolge Auswechselns des eingewöhnten *l*-Komplexes der *l* · v F_{13} *od.*-Plasma gegen den der B · *l* wieder stark gelblich, aber doch besser entwickelt als die der Kreuzung *Oe.* (*od.* × *Bert.*), etwa so wie die von *967* *l* · v F_2 *od.*-Plasma. Entsprechende frühere Befunde wieder bestätigt. Tupfung bei den B · *l* und *l* · v schwach (Stärke I).

975 0242 = 0241 B · *l* F_9 *od.*-Pl., *Bert.*-Plstd. Pf. 1 selbst. 30 K. (339 Sa. von 354 gek. = 95,9 %), 30 B · *l*. Mit der ursprünglichen *Oe. Bert.* fast völlig übereinstimmend, Röhren aber länger. Petalen normal getupft (Stärke II).

976 3742 = 1437 B · *l* F_5 *od.*-Pl., *Bert.*-Plstd. × 0237 v · I. 255 K. (273 Sa. von 299 gek. = 91,3 %), 230 Pf. in Tö., diese später ausgezählt, 119 *l* · v, davon 43 gescheckt, 77 B · I, 32 *l* · I, Su. 228, Ausf. 27. Nur z. T. ins Freiland. *l* · v und *l* · I normal entwickelt. Tupfung bei beiden ein klein wenig aufgehellt (Stärke II⁻ bzw. III⁻).

977 5542 = 1941 B · *l* Pf. 1 selbst. 15 K., 13 Pf. in Tö. u. aufs Feld, 13 B · *l*, Ausf. 2.

978 5642 = 2041 B · *l* Pf. 1 selbst. 15 K., 15 Pf. in Tö. u. aufs Feld. 15 B · *l*, darunter 4 mit deutlich hellerem Laub.

979 5742 = 2141 B · *l* Pf. 1 selbst. 15 K., 15 B · *l*. Die B · *l* von *977—979* sind die F_3 der B · *l* aus (B · *l* × *l* · v F_{11} *od.*-Pl., *od.*-Plstd.). Sie sind noch merklich schwächer getupft (Stärke I).

Literatur.

Binder, M.: s. Schwemmle und Mitarbeiter, (1938). — Schütz, G.: Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-Oenotheren. Selektive Befruchtung bei der Komplexheterozygote *Oenothera Berteriana*. Zeitschrift für Botanik 33, S. 481—525 (1939). — Schwemmle, J. und Mitarbeiter: Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-Oenotheren, Teil I—VI. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre Bd. 75, Heft 3/4, S. 358—800 (1938). — Ders.: Weitere Untersuchungen an Eu-Oenotheren über die genetische Bedeutung des Plasmas und der Plastiden. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. Bd. 79, Heft 3, S. 321—335 (1941).

Untersuchungen über die vitale Fluorochromierung der Hefezelle.

Von S. Strugger.

(Aus dem Botanischen Institut der Tierärztlichen Hochschule und dem Lehrstuhl für Botanik der Technischen Hochschule, Hannover.)[1])

Mit 5 Abbildungen im Text.

Die Untersuchungen über die vitale Färbung von Pflanzenzellen sind bisher überwiegend an den Zellen von Metaphyten durchgeführt worden. Verhältnismäßig wenige Arbeiten beschäftigen sich mit der vitalen Färbung von Protophytenzellen. Schon W. Pfeffer hat bei seinen Untersuchungen über die Aufnahme des Methylenblaus (1886) neben Metaphyten auch die Plasmodien von *Chondrioderma difforme* und Hyphen von *Saprolegnia* mit Erfolg herangezogen. In der Folgezeit sind insbesondere die Arbeiten von Guilliermond (1916, 1922, 1923, 1930, 1937) und seiner Schule zu nennen, in welchen die vitale Färbung des Vakuoms bei Pilzen einer eingehenden Untersuchung unterworfen wurde. Mangenot (1933), Skupiénski (1929) und Strugger (1936, 1941) beschäftigten sich mit der vitalen Färbung der Plasmodien von Myxomyceten, wobei in erster Linie Vakuolenfarbstoffe Verwendung fanden. Becker und Skupiénski (1935) stellten Untersuchungen an Basidiobolushyphen an. Eine bemerkenswerte Arbeit über Vitalfärbung von Pilzhyphen stammt von Grohrock (1935), in welcher erstmalig die vitale Färbung des Protoplasmas von Pilzhyphen mit Eosin und Erythrosin abgehandelt wird. Bünning (1936) stellte an den Hyphen von *Aspergillus niger* Vitalfärbungsexperimente im Hinblick auf die Theorie der Stoffaufnahme an, während Kobs und Robbins (1936) die Abhängigkeit der Giftigkeit basischer und saurer Farbstoffe von der Wasserstoffionenkonzentration an Pilzen studierten. Die Aufnahme saurer Farbstoffe untersuchte an Pilzen Küster (1940). Auch an Algenzellen sind von Chadefaud (1933) und Cholnocky (1935) systematische Untersuchungen vorgenommen worden. An Hefen liegen Untersuchungen

1) Dem Reichsforschungsrat spreche ich für die Unterstützung dieser Arbeit meinen besten Dank aus.

von Küster (1898), Henneberg (1912), Guilliermond (1916), Euler und Florell (1919) vor, welche sich durchweg mit den üblichen Hellfeldfarbstoffen beschäftigen. Johannes (1940, 1942) hat die Vitalfärbung von Pilzhyphen eingehend untersucht und in den Dienst der physiologischen Analyse sich entwickelnder Pilzmycelien gestellt. In diesen Arbeiten wird auch die Aufnahme fluoreszierender Farbstoffe mittels des Fluoreszenzmikroskopes in Pilzzellen erstmalig studiert. An der Hefezelle liegen bislang fluoreszenzmikroskopische Beobachtungen über die Aufnahme und Speicherung von Fluorochromen nicht vor. Da die Hefezelle mit Hilfe bakteriologischer Methoden leicht in Kultur zu nehmen ist, erschien es besonders wünschenswert, die bisherigen Ergebnisse der vitalen Fluorochromierung von Pflanzenzellen an der Hefezelle auszuwerten und eine strengere Prüfung der Inturbanz der vitalen Farbstoffspeicherung im Protoplasma mittels der Kulturmethodik durchzuführen. Dies erscheint im Hinblick auf die Unmöglichkeit der Kultur von Metaphytenzellen als ein besonders wichtiger Programmpunkt. In dieser Arbeit soll die vitale Färbung des Protoplasmas einer strengeren Kontrolle unterzogen werden.

1. Die vitale Färbung mit Akridinorange.

Nach den Untersuchungen Struggers (1940, 1941) ist das Akridinorange ein überaus geeigneter Plasmavitalfarbstoff. Es vermag, in neutraler Lösung geboten, das lebende Protoplasma in grüner Fluoreszenzfarbe zu fluorochromieren. Während das Cytoplasma mehr oder weniger homogen angefärbt wird, erfolgt im Zellkern eine deutliche färberische Differenzierung des Kerngerüstes. Die Zellmembran und der Zellsaftraum der Metaphytenzellen nehmen infolge der gesteigerten Kationenspeicherung eine kupferrote Fluoreszenzfarbe an. Färbt man tote Pflanzenzellen mit Akridinorange, so wird der gesamte Protoplast in kupferroter Fluoreszenzfarbe fluorochromiert. Diese Erscheinung ist nach jeder Tötungsart zu beobachten und wurde auf experimentellem Wege folgendermaßen geklärt: Das Akridinorange zeigt in vitro eine konzentrationsabhängige Verschiebung des Schwerpunktes seines Fluoreszenzspektrums. Verdünnte Lösungen (1 : 10000) fluoreszieren grün, während konzentriertere Lösungen (1 : 100) kupferrot leuchten. Diese Konzentrationsmetachromasie kommt lediglich den Farbkationen zu. Das lebende Protoplasmaeiweiß vermag infolge seiner hochgeordneten Molekularstruktur nur wenig Farbkationen elektrostatisch zu binden. Das tote Protoplasmaeiweiß hingegen ist beim Absterben stark verändert worden. Viele saure Endgruppen sind in Freiheit gesetzt, so daß es

eine große Quantität von Farbkationen elektrostatisch zu binden vermag. Deshalb muß das tote Protoplasma nach genügender Farbstoffzufuhr kupferrot fluoreszieren. Durch diese Untersuchungen ist der Biologie eine brauchbare Methodik gegeben worden, um lebendes von totem Protoplasma fluoreszenzmikroskopisch zu unterscheiden.

Es war daher von besonderem Interesse, die vitale Färbung der Hefezellenprotoplasten zu analysieren und mit Hilfe der Makro- und Mikrokultur die Vitalität der Grünfluorochromierung bzw. die Letalität der Rotfluorochromierung einer exakten Prüfung zu unterziehen.

Im Hinblick auf die bisherigen Erfahrungen über die pH-Abhängigkeit der Vitalfärbung (Strugger [1935, 1936, 1937, 1940] und Drawert [1939, 1940]) war es wichtig, auch an dem neuen Versuchsmaterial die pH-Abhängigkeit der Akridinorangefluorochromierung zu prüfen. Methodisch bin ich dabei folgendermaßen vorgegangen: Frische Preßhefe oder Hefe aus eigenen Kulturen (Rote Hefe, Bäckerhefe) wurde in gepufferten Akridinorangelösungen 1:10000 mit abgestuftem pH-Wert suspendiert. Nach 5 Minuten langer Färbung entnahm ich mit der Platinöse der Suspension einen Tropfen und fertigte davon ein mikroskopisches Präparat an. Die Kontrolle erfolgte mit dem großen Fluoreszenzmikroskop (Zeiss oder Reichert). Die folgende Tabelle (S. 76) gibt einen Überblick über die erhaltenen Ergebnisse.

Aus dieser Zusammenstellung der Versuchsergebnisse ist zu ersehen, daß lediglich die Membran im extrem sauren Bereich gefärbt wird. Erst von pH 4 ab nimmt das lebende Plasma den Farbstoff so reichlich auf, daß er optisch nachweisbar wird. Am besten gelingt die vitale Fluorochromierung der Hefezelle im neutralen Bereich. Hier ist auch die Unterscheidung zwischen toten und lebenden Zellen am deutlichsten und sichersten. Mit der völligen Zurückdrängung der Dissoziation des Farbstoffes im alkalischen Bereich über pH 10 geht naturgemäß die färberische Differenzierung der lebenden und toten Hefezellen verloren, da keine Farbkationen geboten werden und der Konzentrationseffekt nur dem Kation eigen ist.

Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß die Akridinorangefärbung im neutralen Bereich am günstigsten zur Anwendung gelangt.

Zum näheren cytologischen Studium der Vitalfärbung der Hefeprotoplasten mit Akridinorange wurde als Versuchsmaterial entweder frische Preßhefe oder Einzellkulturen von Bäckerhefe oder roter Hefe herangezogen. Als Farbstofflösung benutzte ich eine Akridinorangelösung 1:5000 (hergestellt in Leitungswasser oder physiologischer Koch-

pH	Leben				Tot			
	Membran	Cytoplasma	Kern	Vakuole	Membran	Cytoplasma	Kern	Vakuole
2,01	+ grün	—	—	—	?	+ gelbgrün	++ gelbgrün	—
3,67	+ grün	+ grün	—	—	?	++ rotorange	++ gelbgrün	—
4,38	++ grün	+++ grün	++++ grün	—	?	++ rotorange	++ gelbgrün	—
6,48	++ rötlich	+++ grün	++++ grüngelb	— (+)	+ kupferrot	+++ kupferrot	++ gelbgrün	—
7,31	++ rötlich	+++ grün	++++ grün	— (+)	++ kupferrot	++++ kupferrot	+++ kupferrotorange	—
10,02	++ rötlich	+++ grün	++++ grün	— (+)	?	+++ grüngelb	+++ grüngelb	—

salzlösung). Beide Lösungen sind gleich gut geeignet. Die Vitalfärbung wurde so vorgenommen, daß auf dem Objektträger in einem Tropfen der Farbstofflösung eine geringe Menge des Hefematerials mit der Platinöse verrieben wurde. Nach Abdecken mit einem dünnen Deckglas erfolgte die Untersuchung mit Hilfe des Fluoreszenzmikroskopes für durchfallendes Licht. Für Serienuntersuchungen zur lediglichen Feststellung des Lebenszustandes konnte eine sehr einfache Apparatur Verwendung finden. Als Lichtquelle diente die Reichertsche Niedervoltlampe LUX FNI mit zwei Blaufiltern, welche monochromatisches Blau liefern. Das Mikroskop wurde lediglich mit einem Sperrfilter nach Reichert (8007) über dem Okular versehen. Für die cytologischen Feinuntersuchungen habe ich mit Erfolg das große Fluoreszenzmikroskop von Zeiss mit den Apochromaten 60, Apertur 1,40, und 120, Apertur 1,30, herangezogen. Auch das Reichertsche Fluoreszenzmikroskop Lux-U. V. eignete sich für diese Untersuchungen sehr gut. Der Nachweis von Grün- und Rotfluoreszenzen ist nicht an die Verwendung von ultraviolettem Erregerlicht gebunden. Daher ist es bei der Untersuchung der Akridinorangefluorochromierung möglich, mit blauviolettem Licht zu arbeiten. Dies bedeutet einen großen Vorteil, weil das ultraviolette Erregerlicht zweifellos schädlicher ist als das blauviolette. Auch die Lichtstärke der Fluoreszenzbilder konnte durch dieses Vorgehen erheblich gesteigert werden. Lediglich zur Beurteilung von Blaufluoreszenzen mußte ich im Verlaufe der Untersuchungen mit anderen Farbstoffen zur ultravioletten Beleuchtung zurückgreifen.

Lebende Hefezellen zeigen nach Akridinorangefärbung folgende Einzelheiten: Die Zellmembran hebt sich (je nach dem Zustand des Materials oft wechselnd) als schwach kupferrot leuchtende Linie ab. Hier liegt eine eindeutige Elektroadsorption der Farbkationen vor. Das Cytoplasma wird durch seine prächtige homogene Grünfluoreszenz in seiner Konfiguration besonders deutlich sichtbar. Gelegentlich leuchten stärker grün fluoreszierende oder kupferrot leuchtende Körperchen im Cytoplasma auf, deren cytologische Identifizierung bisher noch nicht exakt möglich war. Die Vakuolen sind in der Regel völlig fluoreszenzfrei und heben sich deshalb scharf begrenzt hervor. Nur in vereinzelten Zellen wird der Farbstoff in den Zellsafträumen gespeichert, dann leuchten die Vakuolen entweder homogen kupferrot oder es fallen kupferrot fluoreszierende Krümel darin aus. An der Stelle, wo der Plasmawandbelag der Hefezelle am dicksten ist, hebt sich ein 1—2 μ großer rundlicher Körper durch seine stärkere Gelbfluoreszenz hervor. Es kommt auch häufig vor, daß durch diesen Körper die benachbarte Vakuole etwas eingedellt wird. Nach allen Angaben der Literatur handelt es sich dabei um den Zellkern (Voit 1927, Rochlin 1933, Badian 1937). Färberisch verhält sich der Zellkern der Hefezelle ebenso wie der der Metaphytenzelle (vgl. Strugger 1940). Meist ist der Kern homogen, doch konnte ich häufig auch Strukturen darin beobachten. Dann liegt seitlich an der Peripherie des Kernes ein sichelförmiger oder beinahe stäbchenförmiger Körper mit starker gelb-grüner Fluoreszenz. Man könnte vermuten, daß es sich dabei um die Chromosomenaequivalente handelt. Besonders die Beschreibung, welche Rochlin (1933) vom Kern der Preßhefezelle an fixierten und mit der Feulgenreaktion gefärbten Präparaten gibt, stimmt mit meinen intravitalen Beobachtungen auf das beste überein. Auch er sieht im Zellkern, welcher blasenförmig gestaltet ist, ein halbmondförmiges nucleal-positives Segment. Dieser Zellkern tritt in jeder Hefezelle regelmäßig auf. Die in der Literatur beschriebenen metachromatischen Körper (Volutinkörner), welche nach den neuen Untersuchungen von Caspersson und Brandt (1940), Brandt (1941) Nucleinsäurecharakter haben, färben sich mit Akridinorange deutlich, aber meist nicht stärker grün als das Cytoplasma (vgl. Abb. 1).

Neben der Hauptmasse der lebendigen, grün fluorochromierten Hefezellen treten in allen Kulturen kupferrot leuchtende Hefezellen mehr oder weniger vereinzelt deutlich in Erscheinung (vgl. Abb. 2). Nach meinen früheren Erfahrungen (1940) handelt es sich dabei um abgestorbene Hefezellen. Der Protoplast ist gleißend kupferrot fluoro-

chromiert, er erscheint grobkörnelig, schollig, die Vakuolengrenzen sind undeutlich. Bei schwacher Färbung tritt im Gegensatz zum Cytoplasma der Zellkern oft gelblich-grün in Erscheinung, färbt man aber länger, so fluoresziert auch der Kern kupferrot.

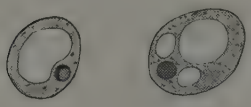


Abb. 1. Zellen der Preßhefe vital mit Akridinorange gefärbt (Lösung 1 : 5000 in Leitungswasser). Die Membran tritt scharf kupferrot fluoreszierend hervor. Das Zytoplasma fluoresziert homogen grün. Kleine Einschlüsse sind im Zytoplasma etwas stärker hervorgehoben. Der Zellkern hebt sich in gelblich grüner Fluoreszenz deutlich ab. In der rechts gezeichneten Zelle erscheint er homogen, während in der linken Zelle ein stärker gelb fluoreszierender, sichelförmiger Körper der Peripherie angelagert ist. Die Zellsafträume sind ungefärbt. Die Zeichnungen wurden unter Benutzung des großen Fluoreszenzmikroskopes von Zeiss mit dem Apochromaten 120 Ap. 1,30 gewonnen.

Ein Unterschied bei verschiedenen Hefeformen konnte lediglich bezüglich der Membranfärbung festgestellt werden. Es gibt Formen, bei denen die Membranen sehr derb entwickelt sind (Rote Hefen) und sich besonders stark kupferrot färben, während bei der Bäckerhefe die Membranen nicht so deutlich in Erscheinung treten.

Abb. 2. Preßhefe mit Akridinorange (1 : 5000) gefärbt. Die schwächer fluoreszierenden Zellen erscheinen in grüner Fluoreszenzfarbe und entsprechen den lebenden Zellen. Die beiden mittleren stark fluoreszierenden Zellen dagegen leuchten gleißend kupferrot und sind abgestorben.

Die Hefe bietet den großen Vorteil, leicht kultivierbar zu sein. Es ist somit im Gegensatz zur Metaphytenzelle bei diesem Material technisch nicht schwierig, die Frage zu prüfen, ob Hefezellen mit grün fluorochromierten Protoplasten noch entwicklungsfähig sind. Methodisch bin ich dabei auf zweierlei Weise vorgegangen.

a) Die Makrokultur.

Hefematerial wurde in einem Röhrchen in Akridinorangelösung (1:5000) suspendiert. Die fluoreszenzmikroskopische Prüfung einiger Proben ergab, daß sämtliche Zellen der Suspension vital gefärbte Protoplasten aufwiesen. Durch Vergleich von Hellfeldbildern mit fluoreszenzmikroskopischen Bildern in ein und demselben Gesichtsfeld war es möglich, sich über die einheitliche Färbung des Hefematerials die völlige Gewißheit zu verschaffen. Hierauf wurde der vital gefärbten Hefesuspension eine Öse mit Material entnommen und auf die Mitte einer sterilen Malzagarplatte aufgesetzt. Mit Hilfe des sterilen Drygalskispatels wurde der Tropfen auf der ganzen Malzagarfläche gleichmäßig ausgebreitet. Bleiben die vital gefärbten Hefezellen durchweg entwicklungsfähig, so war zu erwarten, daß die Hefe auf der ganzen Plattenoberfläche in dicht gelagerten Kolonien nach 24 Stunden angeht. Treten jedoch Schädigungen ein, so dürfte die Malzagarplatte nur pustelweise angehen, oder es müßte das Wachstum ausbleiben. Solche Versuche wurden in großer Zahl durchgeführt. Im Vergleich zu Kontrollplatten, welche mit ungefärbtem Hefematerial angelegt wurden, ergab es sich, daß die vital gefärbten Hefezellen zu uneingeschränktem und normalem Wachstum befähigt sind. Um zu prüfen, ob auch die Hefe in Akridinorange-hältigen Substraten zu wachsen vermag, wurden 5%ige Traubenzuckerlösungen — Kontrolle ohne Akridinorange, Versuch mit Akridinorange 1:10000 und 1:5000 versetzt — mit lebender Hefe beimpft. Die Kultur erfolgte zwecks Erhöhung des Sauerstoffzutritts in Petrischalen bei einer Temperatur von 32°. Die Kontrolle der beiden angesetzten Kulturen erfolgte in der Regel nach einem Tag und ergab in allen Fällen eindeutig, daß die Hefe auch in einer Traubenzuckerlösung, der Akridinorange zugesetzt wurde, zu sprossen vermag. Die fluoreszenzmikroskopische Kontrolle zeigte, daß der Protoplast der sprossenden Hefezellen vital gefärbt war.

b) Die Mikrokultur.

Zur exakten Entscheidung der Frage, ob die kupferrot fluorochromierten Hefezellen abgestorben sind, und zum weiteren Beweise, daß grün fluorochromierte Hefezellen völlig entwicklungsfähig bleiben, habe ich eine große Anzahl von Mikrokulturversuchen mit akridinorangegefärbten Hefezellen vorgenommen. Die Technik dieser Versuche war folgende: Lebende Preß- oder Kulturhefe wurde mit Akridinorange 1:5000 (in Leitungswasser gelöst) in einem Röhrchen angefärbt. Die Dauer der Anfärbung betrug 10 Minuten bis 2 Stunden. Da es sich

herausstellte, daß die Färbedauer innerhalb dieser Zeitspanne keinen Einfluß besitzt, wurden die Versuche nach wechselnder Färbedauer angesetzt. Aus der gefärbten Hefesuspension wurde mit Hilfe der Platinöse ein kleiner Tropfen entnommen und auf einen Objektträger gesetzt. Neben diesem Tropfen wurde ein Deckglas aufgelegt, auf dessen Oberseite sich ein soeben ausgebreiteter, in Erstarrung befindlicher Malzagartropfen befand. Der so präparierte Objektträger wurde auf den Mikroskoptisch eines Gleitmikromanipulators der Firma Zeiss aufgelegt. Es wurde lediglich das linke Arbeitsgerät des Mikromanipulators mit einer stumpfen, etwas nach unten gebogenen Nadel ausgerüstet. Als Material für diese Versuche wurde möglichst ältere Hefe genommen, in welcher neben zahlreichen grün fluorochromierten Zellen auch eine annähernd gleich große Zahl rot fluorochromierter Zellen enthalten war. Dieser Tropfen wurde mit dem Objektiv 10 bei Hellfeldbeleuchtung (gedämpftes Licht) scharf eingestellt, und es wurde die Mikroimpfnadel durch entsprechende Bewegung der Mikrometerschraube in den Tropfen eingetaucht. Hierauf wurde die Impfnadel durch Aufwärtsbewegen der Mikrometerschraube aus dem Tropfen herausgehoben, und durch schnelles Verschieben des Kreuztisches stellte ich den nach oben gewandten Agartropfen des Deckglases im Gesichtsfeld ein. Dann wurde die mit einigen Hefezellen beladene Impfnadel wieder nach unten gesenkt, wobei unter mikroskopischer Kontrolle die Impfung der Hefezellen auf den erstarrten Malzagartropfen erfolgte. Es bildete sich auf diese Weise ein mikroskopisch kleines Tröpfchen auf dem Malzagar, in welchem 1—10 Hefezellen verteilt lagen. Hierauf wurde das Deckglas vom Objektträger entfernt und über einem hohlgeschliffenen Objektträger, in dessen Grunde ein kleiner Wassertropfen ausgebreitet lag, nach Art des hängenden Tropfens mit Vaseline aufgekittet (Einschluß mit erhitztem Spatel). Nach Fertigstellung des Präparates suchte ich zunächst im Hellfeld die Impfstelle wieder auf, was bei bestimmter Blendenstellung leicht gelingt. Nach Einstellung einer stärkeren Vergrößerung erfolgte die zeichnerische Fixierung der geimpften Hefezellen. Hierauf wurde eine kurze fluoreszenzmikroskopische Kontrolle der Impfstelle mit Blaulicht durchgeführt, um in der Zeichnung die Lage der kupferrot fluorochromierten und die der grün fluorochromierten Zellen festzulegen. Dann erfolgte die Übertragung des Präparates auf ein einfaches Kursmikroskop, wobei die Hefezellen möglichst im Dunkeln belassen wurden. Von Zeit zu Zeit wurde die mikroskopische Kontrolle der Mikrokultur durchgeführt und die Veränderungen an den Hefezellen zeichnerisch oder mikrophotographisch festgelegt (vgl. Abb. 3 u. 4).

Auf diese Weise führte ich zahlreiche Versuchsreihen durch, in denen klar der Beweis erbracht werden konnte, daß diejenigen Hefezellen, deren Protoplasma grün fluorochromiert ist, durchaus zum normalen Sprossungswachstum befähigt sind, während die kupferrot oder gelblichrot fluorochromierten Hefezellen in jedem Falle ohne Wachstum liegen bleiben. Abbildung 3 u. 4 geben einen Ausschnitt aus solchen Versuchsreihen wieder. Eine allzu lange fluoreszenzmikroskopische Kontrolle ist bei solchen Versuchen auf jeden Fall zu vermeiden, da sonst photodynamische Schädigungen eintreten, welche

Abb. 3. Mikrokulturversuch mit Preßhefezellen, welche mit Akridinorange 1 : 5000 gefärbt wurden. Vier Zellen wurden mit dem Gleitmikromanipulator isoliert. Die schwarz gezeichneten Zellen fluoreszierten bei Beginn des Kulturversuches kupferrot, während die weiß gelassenen Zellen grün leuchteten. Die obere Zeichnung ist unmittelbar nach der Impfung gewonnen. Die untere Zeichnung zeigt den Stand des Versuches nach $3^1/_2$ Stunden. Nur die grün fluorochromierten Zellen waren zum Wachstum befähigt.

das Wachstum der Hefezellen zu hemmen vermögen. Es ist also besonders darauf zu achten, daß bei der Durchführung solcher Untersuchungen die fluoreszenzmikroskopische Kontrolle so kurz wie möglich erfolgt. Es ist zu betonen, daß auf Grund dieser Versuche nur die sattgrün

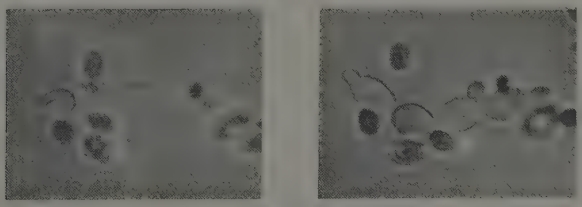


Abb. 4. Mikrokulturversuch von Preßhefezellen, welche mit Akridinorange gefärbt sind. Linkes Bild: Ausgangszustand der Kultur: Die eine helle Zelle zeigte grün fluoreszierendes Protoplasma, während die fünf dunkler erscheinenden Zellen eine rote Plasmafluoreszenz erkennen ließen. Rechtes Bild: Der Zustand der Kultur nach sieben Stunden. Die große grünfluoreszierende Zelle hat ein Sproßmycel, bestehend aus sieben Zellen gebildet. Die rotfluoreszierenden Zellen vermehrten sich nicht. Sie wurden in ihrer Lage durch die Wachstumsvorgänge etwas verschoben.

fluoreszierenden Hefezellen als völlig entwicklungsfähig zu bezeichnen sind. Ich habe gelegentlich mit dem Mikromanipulator auch Zellen isoliert, welche nicht rein grün, sondern gelbgrün fluoreszierten. Auch diese Zellen waren nicht mehr zur Sprossung befähigt und müssen als geschädigt betrachtet werden.

Sowohl aus den Makro- wie insbesondere aus den Mikrokulturversuchen geht demnach eindeutig hervor, daß die Grünfluorochromierung der Protoplasten mit Akridinorange als einwandfreie Methode zur Feststellung des Lebenszustandes der Zellen gelten kann.

Außer den Kulturversuchen habe ich noch orientierende Gärversuche mit der Bäckerhefe durchgeführt. In Gärröhrchen wurden folgende Ansätze hergerichtet. Kontrolle: 5%ige Glukoselösung in Leitungswasser, enthaltend 1 g frische Bäckerhefe in 50 ccm. Versuch: 5%ige Glukoselösung mit Akridinorange 1:10000 in Leitungswasser, dieselbe Menge Hefe enthaltend. Die Gärröhrchen wurden in einen Thermostaten eingestellt (32° C) und die CO_2-Bildung von Zeit zu Zeit beobachtet. Die Versuche ergaben, daß auch die vital gefärbte Hefesuspension die Glukose in annähernd gleicher Gärungsintensität zu spalten vermochte wie die normale. Gelegentlich konnte ich eine geringe Verlangsamung der Gärtätigkeit feststellen.

Die vitale Färbung mit Akridinorange stellt eine bequeme Methodik zur Untersuchung der Resistenzeigenschaften von Mikroorganismen dar. Ich habe zunächst orientierend die Austrocknungsresistenz der Bäckerhefe mit dieser neuen Methode näher untersucht. Frische Bäckerhefe wurde in physiologischer Kochsalzlösung oder in Leitungswasser aufgeschwemmt. Auf entfetteten Objektträgern stellte ich, nachdem der ursprüngliche Lebenszustand der Hefesuspension mit Hilfe der Akridinorangefärbung festgestellt war, mit der Platinöse Ausstriche her. Nachdem diese Ausstriche bei Zimmertemperatur getrocknet waren, wurde von Zeit zu Zeit durch eine Akridinorangefärbung der Ausstriche der Lebenszustand der Hefezellen quantitativ durch Auszählung festgestellt, Ein Protokollauszug soll ein Bild über die erhaltenen Ergebnisse liefern: Ausgangsmaterial: 98% lebend. Eine halbe Stunde nach dem Austrocknen der Hefesuspension waren nur mehr 40% der Hefezellen am Leben, nach 24 Stunden 30%. Dieser Zustand blieb einen Monat lang ziemlich konstant erhalten. Erst im Laufe von 4—5 Monaten nahm die Prozentzahl der lebenden Zellen allmählich bis auf vereinzelt noch überlebende Zellen ab. Diese Beobachtungen wurden laufend durch Anlegung von Kulturplatten kontrolliert. Die Färbungsresultate konnten kulturell befriedigend bestätigt werden.

Bei den Eintrocknungsversuchen konnte ich immer wieder die merkwürdige Beobachtung machen, daß die Ränder der Ausstriche mehr lebende Zellen enthielten als die Mitte. Dies scheint mit der Geschwindigkeit der Austrocknung zusammenzuhängen, und es wird die Aufgabe

systematischer Untersuchungen sein, die Bedingungen des Austrocknens so zu variieren, daß günstigere Ergebnisse erzielt werden können.

Aus diesen Versuchen geht also hervor, daß die Akridinorangefärbemethode zur Untersuchung der Resistenzeigenschaften der Hefezellen bestens geeignet ist.

Außer dem Akridinorange untersuchte ich noch die verwandten Farbstoffe Euchrysin RRx, Akridinrot und Akridingelb. Das Euchrysin ergab gegenüber dem Akridinorange keinerlei Unterschied. Auch mit Hilfe dieses fluoreszierenden Farbstoffes können lebende und tote Hefezellen ebenso deutlich unterschieden werden. Das Akridinrot und das Akridingelb färben die Protoplasten lebender Hefezellen in gleicher Weise an wie das Akridinorange. Die Vitalität dieser Färbungen konnte kulturell unter Beweis gestellt werden. Eine Unterscheidung lebender und toter Protoplasten ist jedoch mit den beiden letzten Farbstoffen nicht mehr möglich. Außerdem untersuchte ich noch die Vitalfärbung der Hefe mit Benzoflavin. Dieses Fluorochrom färbt, da es extrem lipophil ist, elektiv die Tonoplastenhaut und die Kernmembran deutlich intravital an, was ich bereits (1941) an Metaphytenzellen feststellen konnte. Diese Beobachtung ist im Hinblick auf die Deutung des Zellkerns der Hefezelle besonders wichtig.

2. Die vitale Färbung mit Neutralrot.

Mit Neutralrot liegen Untersuchungen von Guilliermond (1929) vor, welche insbesondere die Färbung des Hefevakuoms betreffen. Daß diese Vakuolenfärbung für die Lebenstätigkeit der Hefe nicht schädigend wirkt, geht aus den Guilliermondschen Beobachtungen über die Weiterkultivierbarkeit vital gefärbter Hefezellen hervor. Geiger-Huber (1930) konnte zeigen, daß das Neutralrot wohl eine leichte Atmungshemmung hervorruft, aber 80% der Atmungstätigkeit erhalten bleiben.

1941 konnte ich darlegen, daß das Neutralrot nicht nur ein reiner Vakuolenfarbstoff, sondern auch ein Plasmavitalfarbstoff ist. Aus einer schwach alkalischen Neutralrotlösung speichern die Epidermiszellen der Zwiebelschuppe von *Allium cepa* das Neutralrot in Form der nicht fluoreszierenden, aber im Hellfeld rot erscheinenden Kationen in der Vakuole. Beobachtet man solche Zellen im Fluoreszenzmikroskop, so läßt sich in der Vakuole keine Fluoreszenz feststellen, weil die Kationen des Neutralrots nicht fluoreszieren. Dagegen erstrahlt das Cytoplasma in einer schönen grüngelben Fluoreszenz. Diese rührt von der Neutralrotbase her, welche infolge ihrer lipophilen Eigenschaften in den Plasmalipoiden gespeichert wird. Diese Farbbasenspeicherung des Cyto-

plasmas ist bisher den Beobachtern entgangen, weil die Neutralrotfärbung immer im Hellfeld beobachtet wurde. An der Bäckerhefe und an Kulturhefen habe ich diese Untersuchungen unter Verwendung des großen Fluoreszenzmikroskopes von Zeiss mit bester Optik wiederholt.

Zunächst wurde die pH-Abhängigkeit der Neutralrotfärbung unter Verwendung von gepufferten Neutralrotlösungen 1:10000 fluoreszenzmikroskopisch untersucht. Die Färbezeit betrug 10 Minuten. Während bei Hellfeldbeobachtungen von pH 6 an in den alkalischen Bereich hinein lediglich die Vakuolen eine schwach rote Tingierung annahmen, ergaben die Untersuchungen im Fluoreszenzmikroskop, daß im sauren Bereich von pH 2 — pH 6 keine nennenswerte Speicherung von Farbbasenmolekülen im Cytoplasma der Hefezellen erfolgt. Mit der Annäherung an den Neutralpunkt und besonders nach dem Überschreiten desselben nimmt das lebende Cytoplasma die gelbgrün fluoreszierende Farbbase in reichlicher Menge auf, während die im Hellfeld schwach rot erscheinenden, Farbkationen führenden Zellsafträume vollkommen fluoreszenzfrei sind. Daraus geht hervor, daß zur vitalen Färbung des Protoplasmas mit Neutralrot Farbbasenlösungen am geeignetsten sind. Die Herstellung einer solchen Lösung geschieht am besten folgendermaßen: Eine Neutralrotlösung 1:10000 in aqua dest. wird entweder mit einer tertiären Kaliumphosphatlösung ($^1/_{15}$ mol.) oder mit verdünnter Kalilauge tropfenweise solange versetzt, bis gerade der Umschlagsbereich überschritten wird. Die kirschrote Farbe verschwindet, und die überschüssige Farbbase beginnt auszuflocken. Nachdem die Lösung $^1/_4$ Stunde gestanden hat, wird filtriert und die klare gelbe Farbbasenlösung einer pH-Messung unterzogen. Werden lebende Hefezellen in einem Tropfen dieser Neutralrotbase verrieben, so ergibt sich schon nach minutenlangem Liegen der Hefe in der Lösung bei fluoreszenzmikroskopischer Untersuchung das folgende Färbungsbild: Die Membranen sind völlig fluoreszenzfrei, ebenso die Vakuolen. Das Cytoplasma leuchtet homogen grüngelb, häufig sind darin stärker fluoreszierende Granula zu sehen. Der Zellkern hebt sich durch die besonders stark herausgefärbte Kernmembran hervor, während das Kerninnere fluoreszenzfrei ist. Auch der Tonoplast ist als gelbgrüne scharf abgegrenzte Linie sichtbar. Da auch bei den Epidermiszellen der Zwiebelschuppe von *Allium cepa* die Kernmembran sich in gleicher Weise herausfärbt, so spricht auch dieser Befund für die Richtigkeit meiner Deutung des Hefezellkernes im Kapitel 1.

Mit derartig gefärbten Hefezellen habe ich sowohl Makro- wie Mikrokulturversuche durchgeführt. Es ergab sich in allen Fällen eindeutig, daß sich so gefärbte Hefezellen normal weiterentwickeln können.

3. Die vitale Färbung mit Pyronin.

Das Pyronin wurde von Drawert (1940) an den Epidermiszellen der Zwiebelschuppe von *Allium cepa* hellfeldmikroskopisch, von Strugger (1941) fluoreszenzmikroskopisch näher untersucht. Die fluoreszenzmikroskopische Analyse ergab, daß insbesondere die Karbinolbase, welche im alkalischen Bereich über pH 10 in Lösung ist, alle lipoiden Bestandteile des lebenden Protoplasmas in azurblauer Fluoreszenzfarbe zu färben vermag. Das Pyronin ist histochemisch ein verläßlicher Indikator für die lipoiden Komponenten der lebenden Zelle. Im Hinblick auf das Fetthefenproblem war es daher von Interesse, auch an der Hefezelle die Vitalfärbung mit Pyronin zu prüfen.

Aus der Erkenntnis heraus, daß das Pyronin im sauren Bereich eine Kationenfärbung der Protoplasmaeiweiße in gelber Fluoreszenzfarbe ergibt, während es im extrem alkalischen Bereich die Lipoide in azurblauer Farbe hervorhebt, habe ich an der Hefe zwei pH-Stufen besonders bearbeitet. Die Pufferlösungen wurden mit Pyronin 1:10000 angesetzt und mit Phosphaten auf pH 4,5 und pH 11 gepuffert. Die Färbung wurde durch Aufschwemmung der Hefezellen in diesen Lösungen durchgeführt, ihre Dauer betrug 1—10 Minuten. Bei der fluoreszenzmikroskopischen Untersuchung wurde mit U. V.-Beleuchtung gearbeitet und als Sperrfilter ein Euphos-Deckglas benutzt, da Blaufluoreszenzen nur mit ultraviolettem Erregerlicht nachweisbar werden.

Die in pH 4,5 angefärbten Hefezellen ergaben folgendes Bild: Entsprechend der starken Dissoziation dieser Farblösung werden die gelb fluoreszierenden Farbkationen von der Zellmembran stark adsorbiert. Auch das Plasma vermag die Pyroninkationen so stark zu speichern, daß es diffus goldgelb fluoresziert. In den Vakuolen konnte keine Fluoreszenz festgestellt werden. Sonach verhält sich die Hefezelle gegenüber sauren Pyroninlösungen gleich wie die Metaphytenzelle. Es werden durch die hydrophilen Farbkationen die Membran und die Eiweißkomponenten in goldgelber Fluoreszenzfarbe angefärbt.

Färbt man Hefezellen mit einer Pyroninlösung pH 11, so erhält man ein wesentlich anderes Färbungsbild. Die Zellmembran ist fluoreszenzfrei, das Cytoplasma färbt sich in seiner Grundsubstanz homogen azurblau an. Bei Verwendung von normalem Bäckerhefematerial oder roten Kulturhefen sind nur selten kleine azurblaue Tröpfchen im Cytoplasma nachzuweisen. Es handelt sich dabei auf Grund meiner Untersuchungen (1941) um Lipoidtröpfchen. Die Kernmembran tritt auch mit diesem Lipoidfarbstoff als feine blaue Linie hervor, während der Kerninhalt fluoreszenzfrei bleibt. Auch der Tonoplast ist elektiv azur-

blau färbbar. Bestrahlt man derartig gefärbte Hefezellen einige Minuten mit Ultraviolett, so ändert sich die Fluoreszenzfarbe des Cytoplasmas allmählich nach Gelb (vgl. Strugger 1941). Gleichzeitig treten gelblich fluoreszierende Körperchen im Protoplasma auf, welche nach meinen vergleichenden Untersuchungen wohl den metachromatischen Körperchen (Volutinkörner) entsprechen. Die Zellsafträume sind völlig ungefärbt. Auch mit extrem alkalischen Pyroninbasenlösungen konnten an der Hefezelle die Beobachtungen an Methaphytenzellen vollauf bestätigt werden.

Die Bedeutung dieser Ergebnisse liegt insbesondere darin, daß mit der Pyroninbase die Lipoidverteilung in der lebenden Hefezelle studiert werden kann. Makro- und Mikrokulturversuche ergaben, daß die Pyroninfärbung die Entwicklungsfähigkeit der Hefezellen in keiner Weise hemmt. Zur Analyse der Fetthefen und fettproduzierenden Pilzhyphen ist die Pyroninbasen-Färbemethodik in ausgezeichneter Weise geeignet.

4. Die Analyse der Giftwirkung des Trypaflavins auf Hefezellen.

Das Trypaflavin ist unter allen Akridinfarbstoffen das stärkste Plasmagift. Diese Tatsache wurde frühzeitig durch die medizinisch-therapeutische Forschung erkannt, so daß das Trypaflavin als bakterizides Mittel in der Menschen- und Tierheilkunde in vielen Fällen praktische Anwendung gefunden hat. Eine genaue Analyse der Giftwirkung des Trypaflavins auf lebende Zellen liegt in der Literatur noch nicht vor. Es war daher wichtig, das Trypaflavin auf seine Giftwirkung hin im Zusammenhang mit den bisherigen Erfahrungen über die Aufnahme und Speicherung basischer Farbstoffe näher zu untersuchen. In einer Doktorarbeit ließ ich in meinem Institut durch Herrn Tierarzt Dr. O. Schulte (1942) zunächst die Gesetzmäßigkeit der Trypaflavinaufnahme und -speicherung durch lebende Epidermiszellen der Zwiebelschuppe von *Allium cepa* in Abhängigkeit vom pH-Wert der Farblösung fluoreszenzmikroskopisch untersuchen. Das Ergebnis war eindeutig. Das Trypaflavin, welches als basischer Farbstoff mit zunehmender Alkalinität einen starken Rückgang seiner Dissoziation erleidet, liegt von pH 10 ab vorwiegend in molekularer Lösung vor. Dementsprechend konnte Schulte mit zunehmender Alkalinität der Farbpufferlösung eine zunehmende Speicherung des Trypaflavins im Cytoplasma fluoreszenzmikroskopisch feststellen. Sowohl an Pilzsporen wie an Pilzmycelien (*Mucor*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Phycomyces*) hat Schulte durch geeignete Kulturversuche die stärkere Giftwirkung alkalischer Trypaflavinlösungen unter Beweis gestellt.

In Versuchsreihen wurde frische Preßhefe in einer Trypaflavinlösung 1:10000, hergestellt in physiologischer Kochsalzlösung, vom pH-Wert 5,47 zehn Minuten lang eingefärbt. Nach Auswaschung des stark fluoreszierenden Trypaflavins mit reiner physiologischer Kochsalzlösung durch Zentrifugieren wurden die Zellen fluoreszenzmikroskopisch auf ihre Färbung hin geprüft. Etwa 60% der Hefezellen ließen eine schwache homogene Grünfluoreszenz des Cytoplasmas erkennen. Die Zellmembranen und die Zellsafträume waren fluoreszenzfrei. Der restliche Prozentsatz der Hefezellen nahm dagegen eine stark gelbgrüne Fluoreszenz der Protoplasten an. Vermutlich sind die schwach gefärbten Hefezellen lebend, während die stark gelbgrün fluoreszierenden Hefezellen durch das Trypaflavin getötet waren und deshalb mehr Trypaflavin zu speichern vermochten. Die homogen schwach grün gefärbten Hefezellen wurden mit Hilfe des Mikromanipulators auf Mikrokulturen isoliert. Die Versuchsreihe verlief positiv. Die so mit Trypaflavin gefärbten Hefezellen vermochten sich normal weiterzuentwickeln.

Da die Kulturversuche zur quantitativen Prüfung der Giftwirkung des Trypaflavins äußerst schwierig zu handhaben sind, versuchte ich durch eine Nachfärbung der mit Trypaflavin behandelten Hefezellen mit einer auf pH 7,4 gepufferten Akridinorangelösung 1:5000 festzustellen, ob der Lebenszustand der Hefesuspension auch dann noch mit der Akridinorangemethode quantitativ erfaßbar wird. Aus der Trypaflavinhefesuspension wurde mit Hilfe der Platinöse ein Tropfen entnommen uud auf einen Objektträger gesetzt. Zu diesem Tropfen wurde die Akridinorangelösung in gleicher Menge zugesetzt und mit der Platinöse beide Tropfen gut vermischt. Nach Bedecken mit dem Deckglas erfolgte die fluoreszenzmikroskopische Kontrolle. Sie zeigte, daß in der Tat ein hoher Prozentsatz der Hefezellen in grüner Fluoreszenzfarbe leuchtete, während der geringere Teil (entsprechend den mit Trypaflavin bereits stärker gefärbten Zellen) eine kupferrote Plasmafluoreszenz annahm. Sonach ist es mit Hilfe der Akridinorangefärbung möglich, auch die Tötung der Hefezellen mit dem stark fluoreszierenden Tötungsmittel Trypaflavin einwandfrei nachzuweisen. Damit war eine einfachere Methodik gegeben, mit deren Hilfe die Giftwirkung von Trypaflavinlösungen von verschiedenem pH-Wert auf Hefesuspensionen quantitativ studiert werden kann, was mit der Kulturmethodik nur ungenauer und mit mühevollem Zeitaufwand möglich wäre.

Um die Abhängigkeit der Giftwirkung des Trypaflavins vom pH-wert und somit von der Dissoziation zu studieren, wurde methodisch folgender Weg eingeschlagen: Die gepufferten Trypaflavinlösungen stellte

ich mit Phosphaten in 1/150 mol. Konzentration her. Nur im sauersten Bereich kam zusätzlich HCl zur Anwendung. In allen Versuchen wurde eine Trypaflavinlösung 1:10000 benutzt. Die pH-Messung erfolgte auf elektrometrischem Wege mit Hilfe der Wasserstoffelektrode. Neben den trypaflavinhaltigen Versuchslösungen wurden noch trypaflavinfreie Pufferlösungen vom selben pH-Wert parallel hergestellt. Sowohl mit den trypaflavinhaltigen Versuchslösungen als auch mit den trypaflavinfreien Kontrollösungen wurden lebende Hefezellen verschiedene Zeiträume hindurch (bis zu 24 Stunden) durch Herstellen einer Hefesuspension in kleinen Röhrchen behandelt. In 10 ccm Pufferlösung wurden 40 mg frischer Bäckerhefe aufgeschwemmt. Die Kontrollversuche mit ungefärbten Pufferlösungen wurden deshalb durchgeführt, um eine eventuelle Aziditätswirkung von der Trypaflavinwirkung trennen zu können. Die Nachfärbung der Hefezellen mit Akridinorange erfolgte auf dem oben beschriebenen Wege. Dabei war es ganz besonders wichtig, die Akridinorangelösung auf pH 7 zu puffern, um eine optimale Färbewirkung zu erzielen.

Vor der Anstellung der einzelnen Versuchsreihen wurde das verwendete Hefematerial mit Hilfe der Akridinorangefärbung auf seinen ursprünglichen Lebenszustand quantitativ geprüft, um die Sicherheit zu haben, die Versuche mit möglichst günstigem Zellmaterial durchzuführen. Es zeigte sich, daß frisch gekaufte Bäckerhefe meist 96—99% lebender Zellen enthält. Für die Versuche wurde nur derartig vollwertiges Material verwendet.

Aus den Versuchsreihen sei im folgenden ein Auszug wiedergegeben:

pH 2,01

Trypaflavinfreie Kontrolle: Nach 2 Minuten Einwirkungsdauer waren 99% der Hefezellen am Leben, ebenso verringerte sich dieser Prozentsatz nicht nach 30 Minuten und nach 1 Stunde. Erst nach 3 Stunden sank der Prozentsatz der lebenden Zellen auf 94% und im Laufe von 24 Stunden auf 90%.

Daraus geht hervor, daß eine ungefärbte Pufferlösung vom pH-Wert 2,01 selbst nach 24stündiger Einwirkung auf Hefezellen nicht in der Lage ist, erhebliche Giftwirkungen zu entfalten.

Trypaflavin-Versuch: Nach 2 Minuten Einwirkungsdauer waren 99% der Hefezellen am Leben. Auch nach 1 Stunde trat keine Änderung ein. Erst nach 5 Stunden konnte eine Verminderung auf 53% festgestellt werden und nach 12 Stunden waren nur mehr 3% am Leben.

Im Vergleich zur Kontrolle läßt sich aus dieser Versuchsreihe der klare Schluß ziehen, daß die mit Trypaflavin versetzte Pufferlösung eine eindeutige, aber schwache Giftwirkung zeigt.

pH 3,44

Trypaflavinfreie Kontrolle: Nach 2 Minuten Einwirkungsdauer waren 98% der Zellen am Leben, nach 1 Stunde war der gleiche Zustand zu beobachten und auch nach längerer Einwirkung änderte sich dieses Verhältnis nicht.

Trypaflavin-Versuch: Nach 2 Minuten Einwirkungsdauer waren 93% am Leben, nach 1 Stunde 85%, nach 3 Stunden 50% und nach 24 Stunden 16%.

pH 4,91

Trypaflavinfreie Kontrolle: Nach 2 Minuten Einwirkungsdauer 99% lebender Zellen, nach 3 Stunden 97%.

Trypaflavin-Versuch: Nach 2 Minuten 79%, nach 30 Minuten 70%, nach 1 Stunde 60%, nach 5 Stunden 50% lebend.

Während die farblose Pufferlösung keine Giftwirkung entfaltet, tritt hier bereits eine zunehmende Schädigung der Zellen in Erscheinung.

pH 6,75

Trypaflavinfreie Kontrolle: Es bleiben 98—99% der Zellen auch nach 24stündiger Einwirkungsdauer am Leben.

Trypaflavin-Versuch: Nach 2 Minuten Einwirkungsdauer sind nur mehr 41% der Zellen am Leben, nach 1 Stunde 10%, nach 5 Stunden 8%.

In diesem pH-Bereich ist die Dissoziation der Trypaflavinlösung bereits gering geworden, so daß die Giftwirkung der Moleküle schon nach kurzer Einwirkungszeit deutlich hervortritt.

pH 7

Trypaflavinfreie Kontrolle: 98% der Zellen bleiben auch nach längerer Einwirkungsdauer am Leben.

Trypaflavin-Versuch: Nach 2 Minuten 41% lebendige Zellen, nach 25 Minuten 36%, nach 1 Stunde 22%, nach 2 Stunden 13% und nach 5 Stunden 6%.

pH 8,2

Trypaflavinfreie Kontrolle: Selbst nach 24stündiger Einwirkungsdauer sind noch 97% der Hefezellen am Leben.

Trypaflavin-Versuch: Nach 2 Minuten Einwirkungsdauer sind 34% der Zellen lebendig, nach 1 Stunde 19%.

pH 11,2

Trypaflavinfreie Kontrolle: Selbst nach 5 Stunden sind noch 87% am Leben, so daß wir auch für die extrem alkalische pH-Stufe keine tiefgreifende Schädigung der Zellen beobachten können.

Trypaflavin-Versuch: Nach 2 Minuten sind meist nur 20% am Leben. Schon nach 10 Minuten sinkt der Prozentsatz auf unter 1%, nach 1 Stunde sind alle Zellen tot.

Im extrem alkalischen Bereich ist die Dissoziation der Trypaflavinlösung vollkommen zurückgedrängt, so daß die sehr giftigen und in die lebenden Zellen leicht eindringenden Trypaflavinmoleküle ihre Giftwirkung schon nach kurzer Zeit entfalten können.

Aus diesen Befunden geht klar hervor, daß nicht die Konzentration der H- und OH-Ionen das wirksame Element darstellt, sondern daß die Giftwirkung des Trypaflavins auf lebende Zellen in ihrer pH-

Abhängigkeit lediglich von der Konzentration der Trypaflavinmoleküle abhängt. Die nebenstehende Kurve (Abb. 5) zeigt uns in übersichtlicher Form die Abhängigkeit der Giftwirkung des Trypaflavins vom pH-Wert der Lösung. Auf der Abszisse sind die pH-Werte, auf der Ordinate der Prozentsatz der lebenden Zellen nach 1 stündiger Einwirkung aufgetragen. Die obere Kurve entspricht den Beobachtungen, welche von den trypaflavinfreien Kontrollen abgeleitet wurden, während die herablaufende Kurve den Gang der Trypaflavinwirkung in den Versuchslösungen anzeigt.

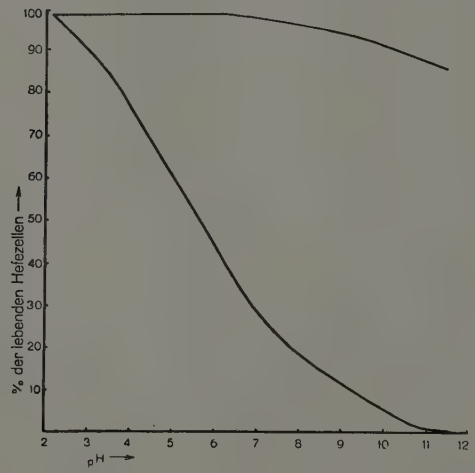


Abb. 5. Graphische Darstellung der Abhängigkeit der Giftwirkung einer Trypaflavinlösung 1 : 10000 vom pH-Wert. Abszisse: pH-Wert. Ordinate: Prozentsatz der lebenden Hefezellen nach einstündiger Wirkung mit Hilfe der Akridinorangemethode ausgezählt. Obere Kurve: Die Wirkung der trypaflavinfreien Kontrollpufferlösungen. Untere Kurve: Die Wirkung der trypaflavinhaltigen Pufferlösungen.

Wir sehen also, daß der Begriff eines Vitalfarbstoffes ein durchaus relativer ist. Wie oben erwähnt, lassen sich die Hefezellen in schwach sauren Trypaflavinlösungen so anfärben, daß ihr Protoplasma homogen grün fluoresziert. Die Mikrokulturversuche ergaben, daß derartig gefärbte Hefezellen voll entwicklungsfähig sind. Abgesehen von der schädigenden Wirkung des Trypaflavins auf einen relativ hohen Prozentsatz der Hefezellen, werden wir in einem solchen Falle das Trypaflavin als vitalen Plasmafarbstoff zu bezeichnen haben. Im extrem alkalischen Bereich dagegen kann von einer Vitalfärbung nicht mehr die Rede sein. Hier ist das Trypaflavin ein ausgesprochenes Zellgift.

Durch diese Versuchsreihen ist die unbedingte Notwendigkeit der Beachtung des pH-Wertes der Farblösung bei Vitalfärbungsexperimenten wohl in überzeugender Weise demonstriert worden.

Kobs und Robbins (1936) haben die Giftwirkung basischer und saurer Farbstoffe von der Abhängigkeit des pH-Wertes auf Pilzmycelien eingehend studiert und sind bezüglich der basischen Farbstoffe zu einem ähnlichen Resultat gelangt wie im vorliegenden Fall. Auch diese Autoren erkennen als Ursache der pH-Abhängigkeit der Giftwirkung den Einfluß der H-Ionen auf die Bildung der freien Farbbase oder -säure. Damit sind für das Trypaflavin an Hefezellen die von Kobs und Robbins festgestellten Gesetzmäßigkeiten erneut bestätigt worden. Adams und Robbins (1935) untersuchten den Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration auf die Hemmung der Gärtätigkeit der Hefe durch saure und basische Farbstoffe. Saure Farbstoffe hemmten stärker im sauren Bereich, während basische Farbstoffe stärker im weniger sauren oder alkalischen Bereich hemmten. Auch dieses Ergebnis stimmt mit den vorliegenden Erfahrungen überein.

Die vorliegenden Trypaflavinversuche sind auch für die medizinische Wissenschaft von Interesse. Sie zeigen, daß die in der Medizin benutzte antiseptische Wirksamkeit des Trypaflavins durch eine geeignete Pufferung um ein Vielfaches gesteigert werden kann. Es wird die Aufgabe weiterer Untersuchungen sein, mit Hilfe der an der Hefe ausgearbeiteten Methodik auch die bakterizide Wirkung verschiedener Trypaflavinlösungen zu analysieren.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die Hefezelle hat sich im Verlaufe dieser Untersuchungen als besonders geeignetes Studienobjekt für Vitalfärbungsversuche mit Fluorochromen erwiesen. Dieses Material hat gegenüber den Metaphytenzellen den großen Vorteil der leichten Kultivierbarkeit, so daß eine strengere Nachprüfung der Vitalität der Färbungen ermöglicht wird. Es ist das Ziel der vorliegenden Arbeit, insbesondere die Vitalfärbung des Plasmas mit verschiedenen Akridinfarbstoffen einer solchen Analyse zu unterwerfen.

Mit Akridinorange gelingt es, lebende und tote Hefezellen in verschiedener Fluoreszenzfarbe anzufärben. Die Untersuchung der pH-Abhängigkeit dieser Färbung zeigte, daß bei Anwendung von Farblösungen im neutralen Bereich lebende Hefezellen eine grüne Fluoreszenz der Protoplasten aufweisen, während tote Hefezellen gleißend kupferrot fluoreszierende Protoplasten erkennen lassen. Die cytologische Ana-

lyse der Vitalfärbung der Hefezellenprotoplasten mit Akridinorange ergab eine homogene grüne Fluorochromierung des Cytoplasmas und eine stärkere gelblich-grüne des Zellkerns. Im Zellkern konnte häufig eine Differenzierung in einen stärker färbbaren, stäbchen- bis sichelförmigen, peripher liegenden Teil beobachtet werden, für welchen die Vermutung wahrscheinlich ist, daß es sich um Chromatinsubstanz handelt. Im Hinblick auf das Verhalten des Chromatins in Metaphytenzellen gegenüber dem Akridinorange ist dieser Schluß zulässig. Die Zellsafträume dagegen zeigen nur selten eine homogene oder krümelartige Speicherung, während die Zellmembran häufig in kupferroter Farbe hervortritt. Durch Makrokulturversuche und insbesondere durch Mikrokulturversuche, welche so angestellt wurden, daß grün und rot fluorochromierte Hefezellen isoliert in Kultur genommen wurden, konnte der exakte Beweis geliefert werden, daß die grün fluoreszierenden Hefezellen voll entwicklungsfähig sind, während die kupferrot fluoreszierenden Hefezellen ihre Entwicklungsfähigkeit vollkommen eingebüßt haben. Durch diese Versuche wird klar gezeigt, daß die Akridinorange-Färbemethode die bisher verläßlichste Methodik zur Feststellung des Lebenszustandes eines Protoplasten darstellt.

Orientierende Versuche über die Gärfähigkeit der mit Akridinorange vital gefärbten Hefezellen zeigten, daß diese erhalten bleibt und nur geringfügig herabgesetzt wird.

Mit Hilfe der Akridinorangefärbung wurde die Trockenresistenz der Preßhefe nach Eintrocknen auf dem Objektträger durch Monate hindurch fluoreszenzmikroskopisch verfolgt. Die Trockenresistenz ist selbst unter ungünstigen Bedingungen als hoch zu bezeichnen.

Außer dem Akridinorange wurden noch die verwandten Farbstoffe Euchrysin RRx, Akridinrot und Akridingelb geprüft. Das Euchrysin läßt dieselben Verhältnisse erkennen wie das Akridinorange. Auch mit diesem Vitalfarbstoff lassen sich lebende und tote Hefezellen unterscheiden, während das Akridinrot und Akridingelb zwar wohl eine gleichartige Vitalfärbung lebender Hefezellen bewirken, wie sie mit Akridinorange beobachtet wurde, nicht aber eine Trennung lebender und toter Zellen ermöglichen.

Die Neutralrotfärbung der Hefe wurde fluoreszenzmikroskopisch geprüft. Während im Hellfeld Neutralrotbasenlösungen lediglich eine diffus rote Färbung der Vakuolen hervorrufen, zeigen solche Zellen bei fluoreszenzmikroskopischer Beobachtung eine starke Speicherung der lipophilen Farbbasenmoleküle im Protoplasten. Das Cytoplasma wird — gemäß der Lipoidverteilung — homogen gelbgrün fluoreszierend, und es heben sich sowohl die Kernmembran als auch die Tonoplasten

stark gefärbt hervor. Auch der Befund der Kernmembranfärbung mit der Neutralrotbase spricht für die Richtigkeit der Deutung des Zellkerns der Hefezellen. Derartig gefärbte Hefezellen sind voll wachstumsfähig.

Sowohl mit dissoziierten sauren Pyroninlösungen als auch mit der in alkalischer Lösung auftretenden Pyroninbase lassen sich Hefezellen vital färben. Im ersten Fall nimmt das Protoplasma und die Zellmembran eine gelbe Fluoreszenzfarbe an. Es werden sonach Farbkationen in den Plasmaeiweißkörpern gespeichert. Im zweiten Falle dagegen färben sich lediglich die lipoiden Phasen des Hefeprotoplasten mit der azurblau fluoreszierenden Pyroninbase. Das Cytoplasma ist homogen blau, die Kernmembran und die Tonoplastenhäute heben sich durch stärkere Blaufärbung hervor. Im Cytoplasma auftretende Fetttröpfchen lassen sich mit der Pyroninbase in besonders schöner Blaufluoreszenz herausfärben, wobei die Entwicklungsfähigkeit dieser Hefezellen nicht gestört ist. Dieser Befund dürfte für die Bearbeitung der Fetthefen methodisch von Bedeutung sein. Die Pyroninbase stellt eine Parallele zum Sudan III dar mit dem Unterschied, daß sie intra vitam cytochemisch anwendbar ist.

Schließlich wird der giftigste Akridinfarbstoff Trypaflavin in seiner Wirkung auf Hefezellen untersucht. Es stellte sich heraus, daß trypaflavinvorbehandelte Hefezellen trotz ihrer starken sekundären Fluoreszenz noch mit Akridinorange nachfärbbar sind, so daß der Lebenszustand einer derartig vorbehandelten Hefesuspension quantitativ ermittelt werden kann. Das Trypaflavin ist im sauren Bereich infolge seiner hohen Dissoziation relativ schwach giftig, während es im alkalischen Bereich mit zunehmendem pH-Wert eine immer stärkere Giftwirkung entfaltet. Kontrollversuche mit trypaflavinfreien Pufferlösungen lassen klar erkennen, daß hier keine direkte, sondern indirekte Wirkung der H- und OH-Ionen vorliegt. Durch den Wechsel der H-Ionenkonzentration wird die Dissoziation der Trypaflavinlösungen derart beeinflußt, daß mit zunehmender Alkalinität die Konzentration der permeablen hochgiftigen Trypaflavinmoleküle ansteigt. Dieses Ergebnis ist für die medizinische Anwendung des Trypaflavins von Bedeutung, weil es zeigt, daß durch eine geeignete Alkalinisierung der Lösungen die Giftwirkung wesentlich gesteigert werden kann.

Literaturverzeichnis.

Adam, E., und Robbins, W. J., Effect of dyes on yeast fermentation as influenced by hydrogen-ion concentration. Journal of Agricultural Research **49,** (1934). — Badian, J., Sur la cytologie de levures. Bull. int. Acad. Polonaise Sé. B. Sci. Nat. **61,** (1937). — Becker, W. A., und Skupiénski, F. X., Observation protoplasmatique vitale sur Basidiobolus ranarum. C. r. Ac. Cs. **200,** 1620 (1935). — Brandt, K. M., Physiologische Chemie und Cytologie der Preßhefe. Protoplasma **36,** 77 (1941). —

Bünning, E., Über die Farbstoff- und Nitrataufnahme bei Aspergillus niger. Flora **131,** 87 (1936). — Caspersson, T., und Brandt, K., Nucleotidumsatz und Wachstum bei der Preßhefe. Protoplasma **35,** 507 (1940). — Chadefaud, M., Les colorations vitales chez les algues. Compt. rend. Acad. Paris 197. 90 (1933). — Cholnoky, B. v., Plasmolyse und Lebendfärbung bei Melosira. Protoplasma **22,** 161 (1935). — Ders., Farbstoffaufnahme und Farbstoffspeicherung lebender Zellen pennater Diatomeen. Österr. Bot. Ztschr. **84,** 91 (1935). — Drawert, H., Zur Frage der Stoffaufnahme durch die lebende pflanzliche Zelle. I. Versuche mit Rhodaminen. Planta **29,** 376 (1939). — Ders., Zur Frage der Stoffaufnahme durch die lebende pflanzliche Zelle. II. Die Aufnahme basischer Farbstoffe und das Permeabilitätsproblem. Flora, **134,** 159 (1940). — Euler, H. v., und Florell, N., Über das Verhalten einiger Farbstoffe in Hefezellen. Arch. f. Kem. Mikr. o. Geol. **7,** Nr. 18, Stockholm (1919). — Geiger-Huber, M., Über die Beeinflussung der Hefeatmung durch Neutralrot. Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam Proc. Vol. **33,** Nr. 9 (1930). — Grohrock, E., Über die Umhäutung isolierter Protoplasmastücke, Untersuchungen an Saprolegnia. Planta **23,** 313 (1935). — Guilliermond, A. M., Nouvelles recherches sur les corpuscules métachromatiques des Champignons. C. R. Soc. Biol. **79,** 1091 (1916). — Ders., Nouvelles observations sur les Saprolégniacées. La Cellule **32,** 434 (1922). — Ders., Culture d'un Saprolegnia en milieux nutritifs additionnés de rouge neutre. Valeur de la méthode de coloration vitale. Bull. d'Hist. Appl. **7,** 88 (1930). — Ders. und Gautheret, R., Sur les conditions dans lesquelles se produit la coloration vitale des vacuoles par le rouge neutre. Compt. rend. **204,** 1377 (1937). — Ders., und Gautheret, R., Sur la propriété des cellules végétales d'excuter le rouge neutre aprés l'avoir accumulé dans leurs vacuoles. C. r. Acad. Sci. Paris **204,** 1520 (1937). — Henneberg, W., Morphologisch-physiologische Untersuchungen über das Innere der Hefezellen. Zentralbl. f. Bakt. II **35,** 289 (1912). — Johannes, H., Beiträge zur Vitalfärbung von Pilzmycelien. Flora **34,** 58 (1939). — Ders., Beiträge zur Vitalfärbung von Pilzmycelien. Die Inturbanz der Färbungen mit Rhodaminen. Protoplasma **36,** 181 (1941). — Kobs, E., and Robbins, W. J., Hydrogen-ion concentration and the toxicity of basic and acid dyes to fungi. Am. Journ. Bot. **23,** (1936). — Küster, E., Über die vitale Aufnahme saurer Farbstoffe in Pflanzenzellen. Ztschr. f. wiss. Mikr. **57,** 153 (1940). — Mangenot, Nouvelles observations concernant l'action des colorants vitaux sur les plasmodes de Fuligo sept. C. R. Soc. Biol. **113,** (1933). — Pfeffer, W., Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuch. a. d. Bot. Inst. Tübingen **2,** 179 (1886). — Rochlin, E., Über die Nuclealreaktion bei Hefen. Zentralbl. f. Bakt. II. Abtlg. **88,** 304 (1933). — Schulte, O., Die Trypaflavinwirkung auf lebende Pflanzenzellen. Dissertation, Tierärztl. Hochschule, Hannover (1942). — Skupiénski, F. X., Sur la coloration vitale de Didymium nigripes. Acta Soc. Bot. Pol. **6,** 203 (1929). — Strugger, S., Beiträge zur Gewebephysiologie der Wurzel. Zur Analyse und Methodik der Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Neutralrot. Protoplasma **24,** 56 (1935). — Ders., Beiträge zur Analyse der Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Neutralrot. Protoplasma **26,** 56 (1936). — Ders., Vortragsbericht über Vitalfärbung von Didymium nigripes. Ber. d. dtsch. Bot. Ges. **54,** 14 (1936). — Ders., Die Vitalfärbung des Protoplasmas mit Rhodamin B und 6G. Protoplasma **30,** 85 (1937). — Ders., Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen über die Aufnahme und Speicherung des Akridinorange durch lebende und tote Pflanzenzellen. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss. **73,** 97 (1940). — Ders., Die Vitalfärbung der Chromosomen. Dtsch. Tierärztl. Wochenschrift **48,** 645 (1940). — Ders., Neues über die Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Neutralrot. Protoplasma **34,** 601 (1940). — Ders., Zellphysiologische Studien mit Fluoreszenzindikatoren. Flora **35,** 100 (1941). — Ders., Die Kultur von Didymium nigripes aus Myxamöben mit vitalgefärbtem Plasma und Zellkernen. Ztschr. f. wiss. Mikr. **57,** 415 (1941). — Voigt, K., Über das Verhalten der Hefe zur Nuclealfärbung. Ges. exp. Medizin **55,** 569 (1927).

Untersuchungen über Plasmonwirkungen bei Aquilegia.

(Gynodioecie — Heterosis — Gestalt des Sporns.)

Von H. Kappert.

Mit 5 Abbildungen im Text.

Nachdem die bekannten Untersuchungen von CORRENS an der weißbunten Mirabilis Jalapa und die gleichzeitigen Versuche von BAUR mit weißrandigen Pelargonien 1909 gezeigt hatten, wie von botanisch genetischer Seite her das Problem der Bedeutung des Plasmas[1]) bei der Vererbung erfolgreich angegriffen werden konnte, ist das Interesse an diesen Fragen nicht wieder geschwunden. Zunächst war es die verschiedene Erklärung der vom Kern unabhängigen Übertragung eines partiellen Chlorophylldefektes bei diesen Objekten, die schon CORRENS selbst zu weiteren Versuchen Anlaß gab. Ganz besonders fruchtbar erwiesen sich aber für die Entscheidung der Frage über die Beteiligung plasmatischer Elemente bei den Erbvorgängen die Versuche RENNERS an den Bastardschecken bei Oenothera, die den Nachweis einer vom Kern weitgehend unabhängigen erblichen Bedeutung der Plastiden erbrachten, so daß im Gegensatz zu dem im Kern verankerten Genom von einem besonderen, von den Plastiden ausgehenden Wirkungskomplex, dem „Plastom", gesprochen werden kann. Die Untersuchungen F. VON WETTSTEINS an reziprok verschiedenen Art- und Gattungskreuzungen bei Moosen zeigten, daß nicht nur die Chlorophyllbildung von extranuklearen, erblichen Elementen bestimmt wird, sondern daß im Plasma verankerte Elemente, die das „Plasmon" bilden, bei der Ausprägung der mannigfachsten Merkmale von Bedeutung sind. Auch die von CORRENS festgestellte rein mütterliche Vererbung der gynoecischen Satureia hortensis ist nach v. WETTSTEIN durch das „Plasmon" bedingt, das sich, wie CORRENS selbst bei Cirsium oleraceum noch zeigen konnte, in bezug auf seine, das Geschlecht bestimmende Wirkung, als vom Genom unabhängig erwies. Offen bleibt aber bisher von den die Vererbung der Gynodioecie bei Satureia und Cirsium betreffenden Fragen die, ob dem Plasma hier selbständige eigenschaftbildende Erbelemente zukommen,

1) einschließlich des übrigen lebenden Zellinhalts außerhalb des Zellkerns.

oder ob die dem Plasmon zuzuschreibenden phaenotypischen Wirkungen Hemmungsbildungen darstellen, die dadurch zustande kommen, daß das eine Plasma ein trägeres Reaktionsmedium für das Genom darstellt als das andere.

Die Neuentstehung gynoecischer Formen aus bisher rein zwittrigen Arten verdient daher auch nach der Klarstellung des Satureia- und Cirsium-Falles als Beispiele plasmatischer Vererbung des Geschlechtes auch heute noch Interesse, um so mehr, als das Verhalten anderer Gynodioecisten keineswegs so leicht übersehbar ist wie das der genannten Pflanzen. Gelegenheit zu weiteren Versuchen über die Erblichkeit der Gynodioecie bot sich, als in den Kulturen des Verfassers im Jahre 1936 eine männlich sterile Pflanze von Aquilegia vulgaris gefunden wurde. Die Blüten dieses nur weiblich funktionsfähigen Individuums fielen durch ihre geringere Größe auf (vgl. Abb. 1): Antheren waren vorhanden, erreichten aber nicht ganz die Größe der normalen und blieben vor allem flach, platzten auch niemals auf. In bezug auf seine Funktionen war das Individuum also rein weiblich, wenn auch die Blüte morphologisch noch zwitterähnlich war. Da unter den übrigen Pflanzen nur reine Zwitter auftraten, mir auch bisher monoecische Formen in Kulturen von Aquilegia vulgaris nie aufgefallen waren, so war zunächst die Möglichkeit des Vorliegens einer „Paragynodioecie" zu prüfen. Paragynoecische Weibchen sind nach CORRENS (1928) solche Individuen einer zwittrigen Art, bei denen die Unterdrückung des männlichen Geschlechts mehr oder weniger pathologischen Charakter hat und die Folge einer mehr oder minder einfachen Genwirkung ist. Als charakteristisch für Paragynodiocie wird auch das Fehlen der gynomonoecischen Zwischenstufen angesehen. Demnach war das weibliche Individuum zunächst darauf zu prüfen, ob die Unterdrückung des Androeceums auf der Wirkung ausgespaltener rezessiver oder neu entstandener bzw. durch spontane Kreuzung neu kombinierter Hemmungsgene beruhte. Zu diesem Zwecke wurde die weibliche Pflanze mit dem Pollen einer normalen Zwitterpflanze befruchtet und der erhaltene Samen 1937 ausgesät.

Abb. 1. Blüten einer zwittrigen und einer gynoecischen Pflanze.[1])

1) Sämtliche Aufnahmen stammen von Frl. G. BRÖSE, der ich auch für die sorgfältige Durchführung der Messungen zu danken habe.

Die aus dieser Aussaat erhaltenen Individuen erwiesen sich bei der Blüte 1938 als reine Weibchen. Damit schied die Möglichkeit, daß ausgespaltene rezessive Gene als Ursache der männlichen Sterilität in Frage kommen konnten, aus. Dagegen konnte die Sterilität der Ausgangspflanze durch dominierende, homozygotisch vorhandene Hemmungsgene verursacht sein. In diesem Falle wären dann durch die Kreuzung mit dem rezessiven Normaltypus sterile Heterozygoten zu erwarten gewesen. Bei einer weiteren Kreuzung mit normalen Zwittern hätten diese aber jetzt eine spaltende Nachkommenschaft geben müssen, und zwar, monogene Bedingtheit der Sterilität vorausgesetzt, 50 % Zwitter und 50 % weibliche Pflanzen. Aus Kreuzungen mit drei verschiedenen Männchen wurden aber 1940 an blühenden Pflanzen wieder 33 weibliche Individuen erhalten. Damit war aber die rein mütterliche Übertragung der Sterilität des Androeceums sichergestellt. Die Gynoecie der Ausgangspflanze mußte als Folge einer Abänderung des Plasmons, also einer Plasmamutation entstanden sein.

Vom Plasma ausgehende Geschlechtsbeeinflussungen sind in den Untersuchungen mit dem Schwammspinner (Lymantria) von Goldschmidt eingehend analysiert. Dem Plasma sind hier dem Genom entgegegengesetzte Geschlechtstendenzen eigen, deren Stärke in verschiedenen Rassen verschieden ist, und deren Wirkung durch entsprechend starke, aber entgegengesetzt gerichtete Tendenzen im Genom in den normalen Rassen so ausbalanziert ist, daß eine eindeutige männliche oder weibliche Geschlechtsbestimmung innerhalb einer Rasse die Regel ist. Für die Geschechtsvererbung getrenntgeschlechtiger Pflanzen ist dagegegen eine derartige Wirkung des Plasmas bei der Bestimmung des Geschlechts bisher nicht bewiesen. Für normalerweise zwittrige Arten konnte jedoch Oehlkers (1938), als Ergebnis reziproker Artkreuzungen in der Gattung Streptocarpus, plasmatische, dem Genom entgegengerichtete Einflüsse auf die Geschlechtsausprägung nachweisen. Dieser Einfluß ist in verschiedenen Arten der Gattung sehr verschieden. Wo, wie bei Str. Rexii, von Elementen des Genoms (einem Gen oder Chromosom) stärkere Wirkungen in bezug auf die Prägung des Geschlechtscharakters nach der weiblichen Richtung hin ausgehen, muß diesen eine entsprechend starke, entgegengesetzt, also in männlicher Richtung wirkende Tendenz des Plasmons entgegenstehen. Bei Str. Wendlandii entspricht dafür einer starken männlichen Tendenz des Genoms eine entsprechend starke weibliche des Plasmons.

Die von Oehlkers erhaltenen Versuchsergebnisse, die zu diesen Schlüssen führen, sind folgende: Kreuzungen von Str. Wendlandii × Rexii geben weibliche

Bastarde. Die reziproken Verbindungen bringen Zwitter, bei denen das Gynaeceum aber in seinen normalen Funktionen teilweise gehemmt wird, so daß eine partielle weibliche Sterilität entsteht (Vermännlichungstendenz). Rückkreuzungen der Bastarde mit den Eltern bringen je nach dem Vorhandensein eines Wendlandii- oder Rexii-Plasmas verschiedene Ergebnisse, die in der nachstehenden Übersicht zusammengestellt sind:

Kreuzung	Nachkommen		Geschl. Funktion
	Gynaeceum	Androeceum	
W × R	fertil	reduziert	Weibchen
(W × R) × R	fertil	reduz. bis verweibl. (50 % : 50 %)	Weibchen (Überweibchen)
(W × R) × W	fertil	fertil u. reduziert (50 % : 50 %)	Zwitter + Weibchen
R × W	geschwächt fert.	fertil	Zwittter m. Vermännl.-Tendenz
(R × W) × (R × W)	fertil bis steril	fertil	Zwitter bis Männchen
(R × W) × R R × (R × W)	fertil u. geschw. fertil	fertil	Zwitter + Zwitter m. Vermännl.-Tendenz

(W = Wendlandii, R = Rexii, die zuerst genannte Art liefert jeweils als Mutterpflanze das Plasma.)

Die Kreuzung Str. Wendlandii × Rexii gibt demnach reine Weibchen, die reziproke Verbindung aber Zwitter mit reduzierter Fertilität des Gynaeceums. Mit demselben WR-Genom wird also im Wendlandii-Plasma eine verweiblichende Wirkung auf den ursprünglich zwittrigen Typus konstatiert, deren Ursache in einem Einfluß des Plasmas auf das Geschlecht bestehen muß. Wird das WR-Genom, bzw. seine für die Geschlechtstendenz wirksamen Elemente (Gene oder Chromosomen) im Wendlandii-Plasma durch RR ersetzt, so erfährt die Ausbildung des Androeceums nicht allein eine Reduktion, sondern die ihrer Stellung nach männlichen Organe werden bis zu richtig weiblichen Bildungen (Nebenfruchtknoten) umgewandelt. Von den Elementen des R-Genoms geht also eine starke Weiblichkeitstendenz aus, der aber im R-Plasma spezifische Elemente von entsprechender Stärke entgegenstehen müssen, da die Rexii-Pflanzen im eigenen Plasma ganz normale Zwitter sind. Umgekehrt wirkt das Wendlandii-Genom homozygotisch im Rexii-Plasma in der Richtung auf Unterdrückung der weiblichen Funktion der Blüten, also vermännlichend. In der reinen Str. Wendlandii ist aber diese Tendenz durch die entgegengerichtete des Plasmas ausbalanziert.

Mit dem Auftreten plasmatisch bedingter Gynodioecie bei Aquilegia vulgaris schien nun eine Möglichkeit gegeben, bei einem weiteren Objekte Aufschluß über das Vorhandensein entgegengesetzt wirksamer Geschlechtstendenzen in Plasmon und Genom zu gewinnen. Nach den Angaben der Literatur (SKALINSKA 1928) sollten zwischen zwei leicht miteinander

zu kreuzenden Spezies, der Aquilegia vulgaris und Aq. chrysantha, plasmatische Differenzen bestehen, die eine augenfällige Verschiedenheit der reziproken F_1-Bastarde und ein dem Funaria × Physcomitrium-Bastard entsprechendes Verhalten bei der Aufspaltung zeigen sollten. Danach konnte also angenommen werden, daß Genom und Plasmon bei beiden Arten in besonderer Weise aufeinander abgestimmt seien und daß Störungen in dem ausbalanzierten System von Plasmon und Genom durch eine Artkreuzung die Möglichkeit zu einer Analyse der den beiden Erbkomponenten im Plasma und im Kern eigenen Tendenzen bieten würde.

Nachdem daher durch zweimalige Rückkreuzung mit normalen vulgaris-Vätern festgestellt war, daß die Sterilität des Androeceums nicht genisch bedingt war, wurden weitere Kreuzungen mit der zwittrigen Aquilegia chrysantha vorgenommen. Die Aussichten, in dieser Art Genomelemente zu finden, die dem verweiblichenden Einfluß des Plasmas der gynoecischen Aquilegia vulgaris entgegenwirkten, schienen hier besonders günstig. Abgesehen von dem zwischen beiden Spezies bestehenden Unterschied im Plasma, besitzt Aqu. chrysantha nach den Angaben Skalinskas auch eine auf 70 bis 50% herabgesetzte Fruchtbarkeit im weiblichen Geschlecht (gegen 98% bei den zwittrigen vulgaris Pflanzen), die in Parallele zu den Verhältnissen bei Streptocarpus vielleicht mit einer verstärkten Wirkung des Genoms in männlicher Richtung in Beziehung zu bringen war. Die Bastarde, die 1942 erstmalig blühten, waren alle männlich steril. Das chrysantha-Genom war zusammen mit dem vulgaris-Genom also nicht imstande, die durch das Plasma bedingte Gynoecie aufzuheben. Um zu untersuchen, ob nicht wenigstens graduelle Unterschiede in der Sterilität des Androeceums in den Kreuzungen der gynoecischen vulgaris mit chrysantha gegenüber den Bestäubungen vulgaris mit vulgaris bestanden, wurde bei der Aufnahme der Pflanzen der Grad der Reduktion des Androeceums mit I bis IV bzw. V für die einzelnen Pflanzen bonitiert (vgl. Abb. 2). Es ergab sich dann für die beiden parallelen Versuchsreihen die folgende Verteilung der Pflanzen:

gynoecisches♀	Vaterpflanze	Sterilitätsstufen der Nachkommen · I – II – III – IV – V ·					S^a	· I — II — III — IV — V
								% % % % %
Nr. 40,01	vulgaris	19	42	15	—	—	76	25,0—55,3—19,7— — —
	chrysantha	11	34	11	6	3	65	16,9—52,3—16,9— 9,3—4,6
40,03	vulgaris	15	54	13	—	—	82	18,3—65,9—15,8 — —
	chrysantha	8	32	16	—	—	56	14,3—57,1—28,6 — —
40,06	vulgaris	2	42	36	—	—	80	2,5—52,5—45.0 — —
	chrysantha	9	26	15	7	3	60	15,0—43,3—25,0—11,7—5,0

Sämtliche Versuche zeigen ganz eindeutig, daß von einer Abnahme der Sterilität des Androeceums durch Einführung des chrysantha-Genoms nicht die Rede sein kann. Eher könnte das ausschließliche Vorkommen der Sterilitätsstufen IV und V in den chrysantha-Kreuzungen 40,01 und 40,06 als eine Verstärkung der auf eine Verweiblichung gerichteten Tendenzen gedeutet werden. Es handelt sich aber dabei doch wohl nicht um eine spezifische Wirkung des chrysantha-Genoms, denn gerade in der Kreuzung 40,06 kommen die am wenigsten reduzierten Staubgefäße (Stufe I) am seltensten in der Nachkommenschaft der vulgaris-Bestäubungen vor. Die Einführung eines chrysantha-Genoms vermag also den Einfluß des Plasmas der gynoecischen vulgaris nicht nachweisbar zu beeinflussen. Damit verliert aber auch die Annahme

Abb. 2. Aquilegia-Blüten vier verschiedener Sterilitätsstufen (links fertile Zwitterblüte).

an Wahrscheinlichkeit, daß die Gynodioecie bei Aquilegia vulgaris durch positiv in Richtung der Verweiblichung wirkende Elemente des Plasmas verursacht wird, wie sie für Streptocarpus durch OEHLKERS nachgewiesen sind.

Mehr für sich hat hier sicher die Erklärung der männlichen Sterilität als eine Hemmungsbildung, die ihren Grund hat in einem als Mutation aufgetretenen Verlust der Fähigkeit des Plasmas, auf die von den geschlechtsbestimmenden Genen des Kerns ausgehenden Impulse in normaler Weise zu reagieren. Dies mangelhafte Reaktionsvermögen trifft das Androeceum so, daß es trotz weitgehender morphologischer Differenzierung — es wird übrigens auch die Mikrosporogenesis eingeleitet und bis zur Tetradenbildung durchgeführt — funktionslos bleibt. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß das Gynaeceum durch ebendenselben Vorgang im Plasma in seiner Funktion beeinträchtigt wird. Bei Satureia fand nämlich CORRENS eine bemerkenswerte Ab-

nahme der Samenproduktion bei den weiblichen Pflanzen gegenüber den Zwittern, bei der allerdings auch die größere Bestäubungschance der Zwitter eine Rolle spielen mag. Vergleichende künstliche Bestäubungen, die ja bei Aquilegia leicht durchzuführen sind, werden die Frage klären, ob die Hemmung der geschlechtlichen Funktion sich auch auf das Gynaeceum auswirkt.

Das Ausgangsmaterial für die im Vorhergehenden geschilderten Untersuchungen zur Gynodioecie bei Aquilegia war ursprünglich für einen Versuch herangezogen worden, die von SKALINSKA beschriebene Vererbung der Blütenform und speziell des Sporns, die stark plasmaabhängig sein soll, zu demonstrieren. Dieser Versuch ergab aber Resultate, die mit dem von SKALINSKA beschriebenen Verhalten der reziproken Bastarde zum Teil in Widerspruch stehen und die daher im folgenden mitgeteilt werden sollen.

Die zwei Tage nach der Kastration — die beiden Aquilegiaarten sind ausgesprochen protandrisch — vorgenommenen Bestäubungen gaben in beiden Richtungen einen befriedigenden Ansatz. Ein unterschiedliches Verhalten der reziproken Kreuzungen zeigte sich nun bereits beim Auflaufen der Samen. Nach Aussaat am 10. VII. keimten die Samen der chrysantha-Pflanzen, und zwar die aus Selbstbestäubung gewonnenen ebenso wie die durch Befruchtung mit vulgaris-Pollen erhaltenen, innerhalb von 14 Tagen. Samen der vulgaris-Pflanzen lagen dagegen etwa 4 Wochen bis zur Keimung. Die C- und Cv-Pflanzen, wie die chrysantha- und chrysantha × vulgaris-Nachkommen weiterhin bezeichnet werden sollen, im Gegensatz zu den als V und Vc bezeichneten, bei denen vulgaris als Mutter diente, behielten ihren Entwicklungsvorsprung mit Ausnahme der C_7-Nachkommenschaft noch bis zur Blüte bei. Nun kann die Keimhemmung der V-Nachkommen vielleicht auf strukturelle Unterschiede in der Samenschale der beiden Arten zurückgeführt werden, der langanhaltende Vorsprung der C-Nachkommen kann aber damit nicht mehr erklärt werden. Hier müssen mütterliche Einflüsse anderer Art wirksam sein. Besonders deutlich geht das aus dem Verhalten der reziproken Bastarde hervor. Gegenüber beiden Eltern zeigen die Bastarde einen recht gut erkennbaren Heterosiseffekt, der auf den Photographien der ca 2 Monate alten Pflanzen deutlich in Erscheinung tritt, und der sich in der Zahl der Blätter und in der Größe der Blattfläche überall, meistens auch in der Höhe der Pflanzen äußert. Der Heterosiseffekt ist aber in den reziproken Bastarden von ungleicher Stärke: Cv-Bastarde zeigen immer eine ausgeprägtere Heterosis als Vc, auch dann, wenn ausnahmsweise einmal das vulgaris-Elter sich wüchsiger

zeigt als das chrysantha Elter, wie das in den Kreuzungen $C_7 \times V_7$ der Fall ist (vgl. Abb. 3 b). Das bedeutet aber, daß der Heterosiseffekt vom Plasma abhängig ist, denn die Genomkombi-

a

b

Abb. 3. Die Plasmaabhängigkeit der Heterosis in den Bastarden zwischen Aquilegia chrysantha und vulgaris ($a = V_6 \times C_6$, $b = V_7 \times C_7$, oben jeweils eine Reihe vulgaris-Pflanzen, dann $V \times C$, weiter $C \times V$ und unten chrysantha-Pflanzen).

nation von C und V erzielt ihre Höchstleistung nur im chrysantha-Plasma[1]), und zwar auch dann, wenn das plasmaeigene Genom eine geringe Leistungsfähigkeit besaß. Beispiele einer solchen Plasmaabhängigkeit der Heterosis sind bisher wenige bekannt geworden. BEUTTEL konnte sie 1939 an den schon eingehend besprochenen reziproken Streptocarpushybriden feststellen, die in bezug auf die Wüchsigkeit, wie namentlich in bezug auf die Restitutionsfähigkeit der Blattstecklinge, bei deutlicher Überlegenheit gegenüber den Eltern, untereinander sichere Unterschiede zeigten.

Nachdem nun die unterschiedliche Heterosis der reziproken Bastarde das Vorliegen plasmatischer Differenzen zwischen den beiden Spezies der Aquilegia offenbar gemacht hatte, enttäuschten die F_1-Bastarde durch ihr Verhalten inbezug auf die Form der Blüte und insbesondere des Sporns. Gerade hierbei sollte aber nach SKALINSKA die unterschiedliche Wirkung des Plasmas sich geltend machen, die Petalen sollten zwar im ganzen intermediär ausgebildet sein, aber inbezug auf die Länge und die Form des Sporns dem mütterlichen Typ stark angenähert sein (prévalence décidée du type maternel")[2]). Das konnte aber in keiner der herangezogenen F_1-Generationen festgestellt werden, die Cv und Vc-Bastarde verhielten sich deutlich intermediär und zeigten keine augenfälligen Unterschiede. Inbezug auf den Sporn schien es manchmal, als ob in der einen F_1 die Krümmung des unteren Endes weniger ausgeprägt sei als in der reziproken. Die Messungen jedoch, in denen der Krümmungshalbmesser durch Anlegen der gespornten Petalen an Kreise mit verschiedenem Radius bestimmt wurde, ergaben eine fast völlige Übereinstimmung, wie die nachstehenden Zahlen zeigen. Gemessen wurden nur Blüten während der männlichen Phase der Anthese, da das Alter der Blüte auf die Krümmung des Sporns von großem Einfluß war (vgl. Abb. 5). Innerhalb dieses Zeitraums traten aber störende Änderungen in der Gestalt des Sporns nicht ein, wie der Übersicht ebenfalls zu entnehmen ist.

---

1) Die gleiche Kombination C × V braucht dabei reziprok keineswegs identische Genkombinationen zu geben, wenn die Eltern, wie gewöhnlich bei Fremdbefruchtern, komplizierte Heterozygoten darstellen. Die Wahrscheinlichkeit, in einer reziproken Kreuzung auch nur durchschnittlich gleiche Ergebnisse zu erhalten, ist bei beschränkter Individuenzahl nur dann genügend groß, wenn ganz bestimmte Voraussetzungen (z. B. Genwirkung A = B = C, AB = 2C usw.) vorliegen. Die Beweiskraft reziprok verschiedener Kreuzungsergebnisse liegt erst in dem gleichsinnigen Ausfall mehrerer Versuche, was nicht immer beachtet wird (vgl. z. B. die Argumentationen von MICHAELIS gegenüber v. WETTSTEIN wegen der Erklärung von Plasmonveränderungen).

2) Die Umrißzeichnungen von SKALINSKA sind (verkleinert) bei RENNER 1929 wiedergegeben. Auch die „Einführung" von BAUR 1930 bringt dieselbe Abbildung, doch sind hier die Seiten in der Bezeichnung vertauscht.

F_1-Nachkommenschaft	Zahl der Pflanzen	Zahl der Blüten	Blühstadium I	II	III	IV	V
			Krümmungsradius				
Cv 8	4	21	7,5	7,1	7,4	7,8	11,2 mm
Vc 8	4	14	10,5	8,3	6,2	8,7	9,7 „

8,2 mm
8,7 „

Die Abb. 4, in der die Sporne von je 2 Blüten jeder Kreuzung abgebildet sind, illustriert das Ergebnis der Messungen in überzeugender Weise. Von einer auch nur angedeuteten Matroklinie in bezug auf Länge, Breite oder Krümmung des Spornes kann hier keine Rede sein. Die diesem Ergebnis entgegenstehenden bestimmten Angaben von SKALINSKA, die die Autorin auch durch entsprechende Mitteilungen über die F_2-Generation stützt, können nach diesem Ergebnis mindestens nicht mehr als allgemein zutreffend für Kreuzungen zwischen den Arten chrysantha und vulgaris angesehen werden. Vielleicht ist SKALINSKA der Fehler unterlaufen, Blüten nicht vergleichbaren Alters miteinander verglichen zu haben, die sehr erhebliche Unterschiede zeigen können, wie die Abbildung 5 für 2Blüten derselben Cv-Pflanze zeigt. Die zunächst stark gekrümmten Sporne werden, nachdem die Blüte in das weibliche Stadium der Anthese eingetreten ist, immer gerader und dadurch der Aq. chrysantha ähnlicher. Vielleicht stützt sich die Angabe von der ausgesprochenen Matroklinie aber auch auf zwei nicht individuenreziproke Kreuzungen, in denen das verschiedene Verhalten der Bastarde auf Gendifferenzen zwischen zwei Individuen derselben Spezies zurückzuführen ist. Aquilegia vulgaris zeigt eine nicht unerhebliche Variabilität

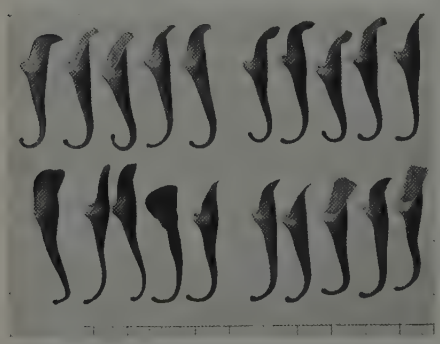


Abb. 4. Sporne aus Blüten gleichen Alters von reziproken Bastarden (oben chrysantha × vulgaris [Cv 7], unten reziprok [Vc 7]).

Abb. 5. Der Einfluß des Blütenalters auf die Krümmung des Sporns (oben jüngere, unten ältere Blüte derselben Pflanze aus der Kreuzung chrysantha × vulgaris [Cv 7]).

in bezug auf die Ausbildung des Sporns und namentlich bei den Gartenformen können Länge und Breite des Sporns, bei den einzelnen Individuen sehr unterschiedlich sein. Wenn dann bei der Cv-Kreuzung als Vater ein relativ lang- und schmalsporniger Typ gewählt worden wäre und für die Vc-Kreuzung eine Form mit kurzem und plumpem Sporn, so wäre der Widerspruch zwischen den verschiedenen Ergebnissen leicht zu erklären.

Als weitere Möglichkeit bleibt aber auch das Vorkommen plasmatisch sehr verschiedener Sippen innerhalb derselben Art, wie sie MICHAELIS in einer überraschenden Verschiedenheit bei Epilobium hirsutum nachweisen konnte. Wie weit auch bei den beiden Aquilegia-Spezies mit dem Vorkommen sippenverschiedener Plasmone gerechnet werden muß, können nur weitere Versuche zeigen, die, vom Verfasser z. T. schon eingeleitet, durch die Zeitverhältnisse vorübergehend aufgeschoben wurden.

Wenn die Ergebnisse inbezug auf die Vererbung des Sporns aber einstweilen auch nicht für einen Einfluß des Plasmas sprechen, der, wie im Falle der Gattungskreuzung Funaria × Physcomitrium v. WETTSTEINS, auf Unverträglichkeit des Plasmas mit bestimmten Elementen des fremden Genoms beruhen sollte, so läßt sich der Unterschied der beiden Spezies in den Plasmonen doch nicht bezweifeln. Die verschiedenen Heterosiseffekte bei den reziproken Bastarden, deren Verschiedenheit SKALINSKA entgangen ist, weisen deutlich darauf hin. Darüber hinaus zeigt aber das Auftreten einer plasmatisch bedingten Gynodioecie bei Aquilegia vulgaris, daß auch innerhalb der Spezies erbliche Änderungen des Plasmas vorkommen.

Zitierte Literatur:

BAUR, E. 1909. Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae hort." von Pelargonium zonale. Z. f. ind. Abst. Vererbgsl. **1,** 330. — BEUTTEL, E. 1939. Die Heterosis bei Streptocarpushybriden. Z. f. Bot. **35,** 49. — CORRENS, C. 1909. Vererbungsversuche mit blaß(gelb)grünen und buntblättrigen Sippen bei Mirabilis, Urtica und Lunaria. Z. f. ind. Abst. Vererbgsl. **1,** 291. 1928. Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. Handb. d. Vererbgswiss. Berlin. 1937. Nicht mendelnde Vererbung (herausgegeb. d. v. WETTSTEIN). Ebda. — MICHAELIS, P. 1940. Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei Epilobium hirsutum. Zeitschr. f. ind. Abst. Vererbgsl. **78,** 187 u. 223. — OEHLKERS, F, 1938. Bastardierungsversuche in der Gattung Streptocarpus. I. Plasmatische Vererbung und die Geschlechtsbestimmung von Zwitterpflanzen. Z. f. Bot. **32,** 305. — RENNER, O. 1922. Eiplasma und Pollenschlauchplasma als Vererbungsträger bei den Oenotheren. Z. f. ind. Abst. Vererbgsl. **27,** 235. — SKALINSKA, M. 1928. Sur les causes d'une disjonction non typique des hybrides du genre Aquilegia. Acta Soc. Bot. Poloniae **5,** 141. 1928. Etudes sur la stérilité partielle des hybrides du genre Aquilegia. V. Intern. Kongr. f. Vererbgswiss. Berlin. 1927. — v. WETTSTEIN, F. 1924. Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. I. Z. f. ind. Abst. Vererbgsl. **33,** 1. 1926. Über plasmatische Vererbung sowie Plasma- und Genwirkung. Nachr. d. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, Math. phys. Kl. **2,** 109.

Über die Aufhebung des Gonen- und Zygotenausfalls bei Oenothera.

Von **Friedrich Oehlkers** und **Cornelia Harte.**

1. Teil: Untersuchungen an Oenothera Cockerelli.

Von **Friedrich Oehlkers.**

Mit 5 Abbildungen im Text.

Seit RENNER 1914 die besondere Bedeutung der tauben Samen in der Gattung *Oenothera* erkannt hatte und zeigen konnte, daß ihr Vorhandensein durch die Lebensunfähigkeit gewisser homozygotischer Kombinationen bedingt wird und somit Heterozygoten konstant erhalten werden können, ist von den „Letalfaktoren" bei *Oenothera* sehr viel die Rede gewesen. Im Anschluß an die Vorstellungen MULLERS und MORGANS von den „balanced lethals" (vgl. MULLER 1917 und MORGAN 1921) ließ sich schematisch eine Auffassung von dem genetischen Verhalten der Oenotheren konstruieren, die vielfach als die grundsätzliche Lösung des Oenotherenproblems angesehen wurde, RENNER hat sich stets gegen das von *Drosophila* suggerierte Faktorenschema gewehrt; seine eingehende Kenntnis dieser Pflanzengruppe ließ es ihm zu einfach erscheinen. Es hat sich dann auch bald gezeigt, daß eine wirkliche Auflösung erst möglich wurde, seit das weitverzweigte System reziprok translozierter Chromosomen aufgedeckt worden war, das neben genischer Differenzierung der Formenmannigfaltigkeit dieser Gruppe zugrunde liegt. Erst als hierin Klarheit geschaffen war, konnte von neuem auch wieder die Frage nach dem Vorhandensein von Letalfaktoren gestellt werden. Daß sie nun wesentlich komplizierter aussehen mußte als zuvor, wird nicht wundernehmen; ebenso erfährt ja auch jede sonstige genetische Analyse an diesem Objekt eine Komplikation durch die Eigenart der chromosomalen Basis, an die sie gebunden ist. In einer jüngst (1941) erschienenen Arbeit „Über die Entstehung homozygotischer Formen aus komplexheterozygotischen Oenotheren" hat RENNER einen Teil seiner Erfahrungen über den ganzen Umkreis dieses Phänomens mit den in der Literatur vorliegenden Befunden zusammengestellt. Er entwickelt darin ein System, in welchem auch seine eigenen

und fremde künftige Erfahrungen über diesen Gegenstand eingeordnet werden können. In dieser Arbeit ging er auch auf eine kurze Bemerkung meinerseits ein, in der (1940, S. 477) das Vorhandensein homozygoter *curtans · curtans*-Pflanzen gestreift, deren Entstehungsweise jedoch noch nicht näher erläutert wurde. Das sei in aller Kürze hier nachgeholt; RENNERS klare Zusammenfassung überhebt mich der Mühe einer ausführlichen Darstellung des ganzen Gegenstandes, wie das ursprünglich geplant war, aber aus äußeren Gründen liegen bleiben mußte.

Die Studie, über die hier berichtet werden soll, hatte folgenden Ausgangspunkt. Bei meinen Versuchen, das crossing over bei *Oenothera* zwischen den Faktoren Pp (Vorhandensein oder Fehlen der roten Stengeltupfung durch Anthocyan in den Haarbasen) und Ss (gelbe oder *sulfurea* Blütenfarbe) in einer möglichst großen Anzahl verschiedener Kombinationen mit möglichst verschiedenen Chromosomenkonfigurationen zu bestimmen, habe ich auch einmal die *Oe. biennis* Hannover (pp ss) mit der *curtans · flavens*-Verbindung (Pp Ss) aus dem Bastard *Oe. Cockerelli* × *suaveolens sulfurea* bestäubt. Die *Oe. Cockerelli* ist komplexheterozygotisch und heterogam, *curtans* kommt allein in der Eizelle vor, *elongans* meist nur im Pollen; selten sind einige *elongans*-Eizellen zu finden. Da *curtans* diese Tendenz auch in allen anderen Komplexverbindungen beibehält, so ist im Pollen von *curtans · flavens* nur *flavens* zu erwarten. Da ferner die *Oe. biennis* Hannover vorwiegend *albicans*-Eizellen besitzt, so konnte aus der oben angegebenen Verbindung fast nur auf die Komplexkombination *albicans · flavens* gerechnet werden. Das war auch tatsächlich der Fall; ich bekam in einer Aufzucht im Jahre 1933 (vgl. OEHLKERS 1933, S. 410, Tab. 26) 2636 Pflanzen von der Konstitution *albicans · flavens* und nur 9 von der Konstitution *rubens · flavens*. Abgesehen davon waren noch 2 Pflanzen dabei, die abweichende Typen darstellten und bei näherer Betrachtung nur als die Komplex-Kombination *albicans · curtans* gedeutet werden konnten. Diese Verbindung konnte aber nur dadurch zustande kommen, daß *curtans* durch den Pollen übertragen wurde. Wie auch RENNER 1941 wieder ausgeführt hat, ist es aber bisher noch so gut wie niemals konstatiert worden, daß die normalerweise im Pollen ausfallenden Komplexe doch einmal durch den Pollen hindurchgehen. Die einzige Ausnahme, außer den beiden von mir beobachteten Fällen, ist der Komplex *excellens* aus der *Oe. chicaginensis*, von dem RENNER und CLELAND 1933 berichteten, daß unter 51 Pflanzen aus der Verbindung *Oe. Hookeri* × *chicaginensis* 1 von der Konstitution ^{h}*Hookeri · excellens* gefunden wurde. Denselben Fall hatte auch DE VRIES schon einmal konstatieren können. Um-

gekehrt ist aber die „Eizellenletalität" der pollenaktiven Komplexe sehr häufig aufgehoben, wodurch die sogenannten „metaklinen Bastarde" entstehen. So hat die Eizellenletalität schon eine mannigfaltige Bearbeitung erfahren. 1940 geht RENNER erneut darauf ein; er weist darauf hin, daß ein „Eizellenletalfaktor" nicht angenommen werden darf. So ist es für den Stand der Frage bedeutungsvoll, daß alle Fälle, in denen eine Aufhebung des normalen Gonenausfalles gefunden wird, näher geprüft werden.

Alle diejenigen Oenotheren, die polleninaktive Komplexe besitzen, zeigen das auffällige Bild der „inaktiven" Pollenkörner neben den gesunden und den völlig tauben. Für die meisten Formen hat das RENNER 1919 nachgewiesen, für die *Oe. Cockerelli* ist der gleiche Befund bei OEHLKERS 1921 (S. 26 Tab. 2) angegeben. Aus derselben Tatsache ist ferner für die Kreuzungen mit der *Oe. Cockerelli* ersichtlich, daß inaktive Pollenkörner überall in den Verbindungen fehlen, in denen der Komplex *curtans* nicht enthalten ist. *Curtans* stimmt also in seinem Verhalten durchaus mit *albicans* aus der *Oe. biennis* und *suaveolens* oder *rigens* aus *Oe. muricata* überein. Anders verhält sich der Komplex *excellens* aus der *Oe. chicaginensis*. Für diesen berichten RENNER und CLELAND (1933), daß in allen *excellens*-Verbindungen die inaktiven Pollenkörner fehlen. Dieser Fall liegt also prinzipiell anders, und RENNER und CLELAND sind anzunehmen geneigt, daß sich *excellens* in der *Oe. chicaginensis* in ebenso gesunden Pollenkörnern befindet wie der Komplex *punctulans*. Sie vermuten weiter, daß der Ausfall des *excellens*-Komplexes durch sehr weitgehende einseitige Pollenschlauchkonkurrenz zustande kommt, wodurch *punctulans* immer schon alle Samenanlagen erreicht hat, bevor die *excellens*-Schläuche anlangen. Experimentell haben die beiden Autoren ihre Hypothese freilich nicht mehr prüfen können. Da aus der Mitteilung von RENNER und CLELAND deutlich wird, daß der Komplex *excellens* sich offenbar ganz anders verhält wie alle übrigen und also einen isolierten Fall darstellt, so wird damit gleichzeitig deutlich, daß wir über das Aktivwerden derjenigen Eizellen-Komplexe, die durch inaktiven Pollen ausfallen, noch gar nichts wissen, und soweit ich sehe, sind die beiden *albicans · curtans*-Pflanzen aus meiner Aufzucht von 1933 die einzigen bisher konstatierten. Eine genauere Untersuchung des im Pollen aufgetretenen *curtans*-Komplexes ist also von allgemeinerem Interesse.

In den Ausgangspflanzen für diese Studie traf der Komplex *curtans* mit dem Komplex *albicans* aus der *Oe. biennis* zusammen, also mit einem Komplex, der ebenfalls überall im Pollen durch inaktive

Pollenkörner repräsentiert wird. Wäre das Auftreten von *curtans* in funktionierendem Pollen nur ein Zufall in dem Sinne gewesen, daß ein völlig unveränderter *curtans*-Komplex die Verbindung mit *albicans* einging, dann hätte es sich nicht oder nur in der gleichen Größenordnung wiederholen dürfen, und der Pollen dieser beiden Pflanzen hätte völlig aus inaktiven Körnern zusammengesetzt sein müssen. Das war aber nicht der Fall, denn eine Selbstbestäubung der beiden Pflanzen brachte keimfähige Samen in großer Zahl hervor, die die Kombination *albicans · curtans* genau reproduzierten. So war es möglich, auch noch andere Kreuzungsversuche damit anzustellen.

Experimenteller Teil.

Die beiden Pflanzen von der Konstitution *albicans · curtans* ergaben bei Selbstbestäubung in den nächsten Jahren stets denselben Typus, der keinerlei Spaltung aufwies: von *albicans* die schmalen, sehr weißnervigen Blätter, die gedrängte Infloreszenz, feine Behaarung und geringe Standfestigkeit des Hauptsprosses bei wenig ausgebildeten Seitenachsen; von *curtans* die Stengeltupfung, die kurze Kelchröhre und die geringe Blütengröße (vgl. Abb. 1).

Ein Beispiel sei angeführt:

1933; 144 *Oe.* [*biennis* Hannover × (*Cockerelli* × *suaveolens sulfurea*) *curtans · flavens*] *albicans · curtans*, Pflanze 1 selbstbestäubt. 1934 wurden 48 Pflanzen aufgezogen, die keinerlei Spaltung aufwiesen außer evtl. einer geringen, nicht exakt feststellbaren nach der Blütengröße. Sonst waren keine Unterschiede zu konstatieren.

1933; 143, dasselbe, Pflanze 2. Es wurden 61 Pflanzen aufgezogen, die sich ein wenig in der Blütengröße von der Pflanze 1 unterschieden, unter sich aber ebenfalls keine Spaltung aufwiesen.

Abb. 1: *Oe* [*biennis* × (*Cockerelli* × *suaveolens sulfurea*) *curtans · flavens*] *albicans · curtans*. F_3.

Die Tatsache, daß sie sich durch Selbstbestäubung reproduzieren lassen, ist nur so zu verstehen, daß *curtans* möglicherweise einen Pollenletalfaktor besessen hat und diesen etwa auf dem Wege des crossing-overs gegen *flavens* ausgetauscht hat. Nach CLELAND und OEHLKERS 1930 hat die Komplexkombination *curtans · flavens* die Chromosomenkonfiguration von 12 2. Danach hat *curtans* mit *flavens* 1 Chromosom gemeinsam. Wäre etwa der Letalfaktor hier gelegen, dann müßte ein regelmäßiger Austausch vorhanden sein. Faktisch fanden wir nur 0,075 % *curtans* im Pollen. So dürfte der angenommene Faktor wohl in der Kette liegen. Der Prozentsatz von 0,075 % ist für einen halbwegs normalen crossing-over-Prozeß erstaunlich gering; doch hat gerade meine Arbeit von 1933 gezeigt, daß es noch geringere crossing-over-Zahlen bei *Oenothera* gibt (vgl. auch RENNER 1942). Immerhin besteht bei dieser Größenordnung der Zahlen auch durchaus die Möglichkeit, daß es sich um eine mutative Änderung handelt. Jedenfalls ist der neue *curtans*-Komplex in dem Sinne verändert, daß er nunmehr pollenaktiv ist.

Eine Kreuzungsanalyse, die wir damit vornahmen, wird das verdeutlichen. Zunächst galt es festzustellen, ob sich mit diesem *curtans*-Komplex die normale *Oe. Cockerelli* wieder reproduzieren ließ. Dementsprechend wurde die Kombination *albicans · curtans* mit der *Oe. Cockerelli* ♂ gekreuzt, wobei die Typen *albicans · elongans* und *curtans · elongans* = *Cockerelli* zu erwarten sind.

1934; 164 *Oe. (albicans · curtans* × *Cockerelli)*. 1935 wurden 28 Pflanzen aufgezogen, wir erhielten 25 vom Typus *albicans · elongans* und 3 vom Typus *curtans · elongans*. Diese letzteren 3 Pflanzen glichen faktisch vollkommen einer normalen *Cockerelli;* möglich — freilich objektiv kaum feststellbar —, daß eine geringe Differenz in der Blütengröße vorhanden ist. Die Chromosomenkonfiguration 14 in einer Kette ist die gleiche wie bei der Normalpflanze.

Was das Zahlenverhältnis von *albicans* und *curtans* in der Eizelle der Kombination *albicans · curtans* anlangt, das in dem oben angegebenen Versuch 10,7 % *curtans*-Eizellen beträgt, so zeigt ein mit umfangreicher Individuenzahl durchgeführter Versuch, daß es gegenüber dem oben geschilderten stark zu schwanken vermag.

1933; 141 *albicans · curtans* × *suaveolens sulfurea*. Aufgezogen 1934. Es wurden 523 Pflanzen durchgezählt. Davon entsprachen 222 dem Typus *albicans · flavens* und 301 dem Typus *curtans · flavens* = 57,6 % *curtans* Eizellen.

1933; 142, dieselbe Kreuzung mit der Nachkommenschaft der Pflanze 2. Es wurden 119 Pflanzen aufgezogen, davon waren 41 vom Typus *albicans · flavens* und 78 vom Typus *curtans · flavens*, so daß hier 65,5 % *curtans* Eizellen vorhanden gewesen sein müssen.

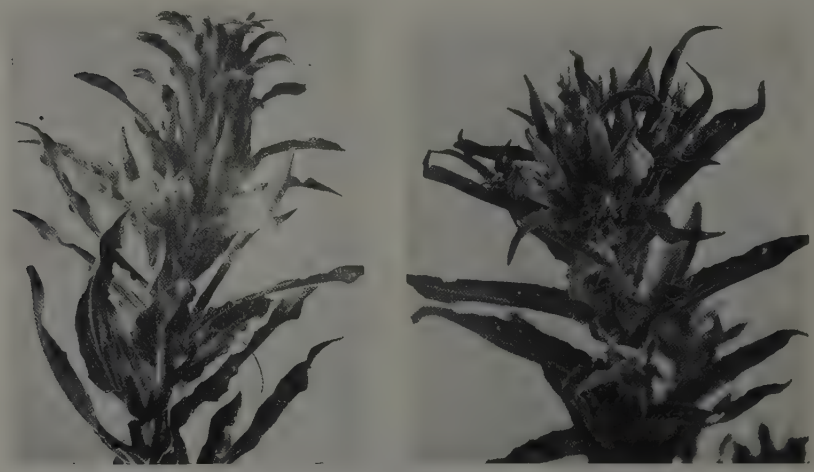
Die Kombination *curtans · flavens* aus der oben angegebenen Kreuzung ist noch aus einem anderen Grunde bedeutungsvoll. Sie gleicht in jeglicher morphologischen Eigentümlichkeit (Wachstum, Blattgestalt usw.) durchaus der Kombination *curtans · flavens*, die man aus der Kreuzung *Oe. Cockerelli × suaveolens* bekommt. Die beiden Typen, die man aus den beiden verschiedenen Ausgangspflanzen bekommen kann, sind nicht ganz identisch in der Blütengröße; doch ist dieser Unterschied schwer faßbar. Die aus der Kreuzung (*albicans · curtans × suaveolens*) gewonnene Kombination *curtans · flavens* besitzt *biennis*-Plastiden. Sie ist in dieser Kombination rein grün und kräftig, während *curtans · flavens* mit *Cockerelli*-Plastiden schwächlich, gelbgrün und mit verblassenden Flecken auf den Blättern ausgestattet ist. Die morphologische Ähnlichkeit ist im übrigen aber so ins Auge fallend, daß man daraus schließen kann, daß *curtans* abgesehen davon, daß der Komplex nunmehr dauernd pollenaktiv geworden ist, unverändert blieb.

Da infolge der Polleninaktivität von *curtans* in der *Oe. Cockerelli* niemals *curtans · curtans* realisierbar ist, so wurde nunmehr versucht, diese Kombination durch Kreuzung der *Oe. Cockerelli* mit *albicans · curtans* zu gewinnen. Als die Kreuzung zuerst hergestellt wurde (1933, 145), setzte sie auch kräftig an, doch stellte sich im nächsten Frühjahr heraus, daß sämtliche Samen taub waren und keine Nachkommen zu erzielen waren. Das ließ darauf schließen, daß *curtans* abgesehen von seiner ursprünglichen Polleninaktivität noch einen zygotischen Letalfaktor besitzt (vorsichtiger ausgedrückt, daß zygotische Letalität vorhanden ist), der mit normalem *curtans* zusammen taube Samen ergibt. Infolgedessen wurde nun in den folgenden Jahren der Versuch gemacht, durch Massenkreuzungen die Kombination *curtans · curtans* doch herbeizuführen. Angenommen, daß dieser zygotische Letalfaktor gegen *albicans* oder in der *Cockerelli* gegen *elongans* ausgetauscht werden kann, bestand die Möglichkeit, unter sehr großen Mengen von tauben Samen auch einige keimfähige zu finden, die dann evtl. den gesuchten Typus *curtans · curtans* darstellten. So wurde zunächst im Jahre 1934 eine solche Massenkreuzung gemacht. Doch waren diese Kreuzungen damals nicht sorgfältig genug gemacht und enthielten allerhand Fehler. Immerhin zeigten sie, daß eine ganze Reihe unerwarteter Typen auftraten, die die ganze Angelegenheit wesentlich komplizierter erscheinen ließen. Obwohl wir diese Typen aus dem Jahre 1935 schon zu weiteren Kreuzungen benutzt hatten, schildern wir lediglich einen späteren Versuch, der im Jahre 1936 hergestellt und 1937 aufgezogen wurde, weil er sorgfältiger angestellt worden war. Im folgenden sei er dargestellt.

1936; 22 und 23, *Cockerelli* × *(albicans · curtans)* 206 und 209. Wir fassen das Resultat der beiden Kreuzungen zusammen. Es wurden im ganzen 1568 Kapseln gewonnen. Dabei stellte sich heraus, daß die *curtans*-Pollenschläuche offenbar nicht ganz ausreichen, um bis auf den Grund des *Cockerelli*-Fruchtknotens zu gelangen. Die allermeisten waren nämlich nach der Basis hin spitz zulaufend und enthielten dort nur Reste unbefruchteter Samenanlagen. So wurden aus den 1568 Kapseln 78 zunächst ausgeschieden, die eine breitere Basis besaßen, weil der Verdacht bestehen mußte, daß dabei doch einige Selbstbestäubungen aus der *Cockerelli* durchgelaufen waren. Aus der überbleibenden Zahl von 1490 Kapseln wurden 209 781 Samen gewonnen, die im Jahre 1937 zur Keimung ausgelegt wurden. Gewonnen wurden 1288 Keimlinge = 0,61 %. Von diesen 1288 Keimlingen ließen sich 792 Pflanzen, also 0,37% der Samen, aufziehen. Darunter fanden sich folgende 9 verschiedene Typen.

1. Reine *Cockerelli:* 67 Pflanzen.

2. Eine Form, die zunächst der *Cockerelli* vollkommen glich, aber schließlich beim Schießen in einen defekten Gipfel auslief. Ich bezeichne diese Form weiterhin als „*Cockerelli* ohne Gipfel". Davon waren 520 Pflanzen vorhanden (vgl. Abb. 2).



a b

Abb. 2: a) *Oe. Cockerelli* mit normalem Gipfel. b) *Oe. Cockerelli* mit deformiertem Gipfel.

3. 34 Pflanzen, die der *albicans · curtans* in merkwürdiger Weise ähnlich sahen, zwar nicht ganz denselben Typus darstellten, vor allen Dingen einen etwas kräftigeren und gedrungeneren Gipfel besaßen und auch eine etwas geringere Blütengröße hatten,

4. 21 Pflanzen, die dem eben geschilderten Typus wiederum glichen, doch sehr viel gedrungener und kräftiger waren, weitgehend sterilen Pollen besaßen und den Eindruck von Triploiden machten.

5. 52 Pflanzen einer Form, die sehr weitgehend Eigenschaften aufwies, wie sie die Hyperdiploide *Oe. lata* aus der *Lamarckiana* besitzt. Ich bezeichne sie weiterhin als *Cockerelli lata*.

6. 33 Pflanzen, die auffällig krause Blätter und ungewöhnlich lange Kelchröhren besitzen.

7. 19 Schmalblatt-Pflanzen.

8. 8 sonstige undefinierbare Abweicher und Kümmerlinge.

9. 38 offenbare Fehler von der Konstitution *curtans · rubens* oder *curtans · flavens*, die durch Fehlbestäubungen hineingekommen sein müssen.

Alle diese Typen wurden zytologisch untersucht — das Ergebnis wird später geschildert —, doch fanden sich keinerlei Anzeichen dafür, daß die gesuchte homozygotische Kombination *curtans · curtans* darunter sei; Pflanzen mit 7 Bivalenten waren nicht dabei. Wie diese eigenartigen Typen im übrigen zu verstehen sind und was sie sonst für das ganze Problem bedeuten, werden wir später erörtern.

Bei genauerer Durchsicht fanden sich unter den Keimlingen mehrere ganz kleine Rosetten, die außerordentlich langsam und schlecht wuchsen und von denen einige gegen den Herbst zu auch anfingen zu schießen. Sie kamen aber nicht über die Höhe von einigen Zentimetern hinaus, und eine zytologische Bearbeitung war ausgeschlossen. Es bestand der Verdacht, daß hier vielleicht die homozygotische Kombination vorlag. Denn wie auch Renner 1940 betont und wie schon oft erörtert, sind homozygotische Kombinationen bei *Oenothera* selbst dann, wenn sie realisierbar sind, weil reguläre zygotische Letalfaktoren fehlen, meistens ungemein schwächlich. So kann der Ausfall der Homozygoten auch auf der Häufung an sich nur ungünstiger, nicht aber regulär tödlicher Erbanlagen beruhen. Um der Entwicklung dieser Pflanzen weiter nachzugehen, wurden 1938 die Samen der Kapseln aufgezogen, die zunächst als der Selbstbestäubung verdächtig zurückgestellt waren. Wir fassen die Ergebnisse wiederum zusammen.

1936; 22 und 23 *Cockerelli* × *(albicans · curtans)*. Die 78 der Selbstbestäubung verdächtigen Kapseln enthielten 14261 Samen, daraus erhielten wir 815 Keimlinge, die sich schon sehr bald im Keimkasten in der allergrößten Anzahl als reine *Cockerelli*-Pflanzen identifizieren ließen. Dem Ziel entsprechend, das wir dabei hatten, wurde nun eine ganz sorgfältige Kultur auf die Kümmerlinge verwandt, und es gelang, im ganzen 5 davon aufzuziehen und 3 soweit zur Blüte zu bringen, daß eine zytologische Untersuchung möglich war (vgl. Abb. 3). Die Infloreszenzen wurden lediglich 15—20 cm hoch, die Rosetten zeigten die typische *Cockerelli*-Drehung kaum, die Blüten hatten die kurze Kelchröhre von *curtans*, und in der Tat wies das zytologische Bild der Meiosis 7 Bivalente auf (vgl. Abb. 4). Kein Zweifel also, daß wir es hier mit der gesuchten Kombination *curtans · curtans* zu tun hatten. Irgend etwas Genaueres über den Prozentsatz, in welchem solche *curtans · curtans*-Pflanzen aus der oben an-

gegebenen Kombination gewonnen werden können, ist natürlich nicht mit Sicherheit auszumachen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sich sehr viele davon unter den eingegangenen Keimlingen befinden.

Abb. 3: Homozygote *curtans* · *curtans* Pflanzen mit 7 Bivalenten.

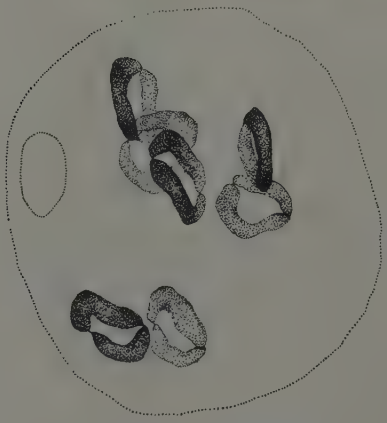


Abb. 4: Meiosis der homozygoten *curtans* · *curtans*-Pflanzen mit 7 Bivalenten.

Leider ließ sich von diesen kümmerlichen Pflanzen weder eine Selbstbestäubung noch eine Kreuzung gewinnen. Infolgedessen konnte auch der nunmehrige Zustand von *curtans* in diesen Pflanzen nicht genauer analysiert werden. Immerhin ist folgendes zu bemerken. Der allergrößte Teil der Samen, die aus der Kreuzung gewonnen wurden, war taub, und zwar nicht nur nicht keimfähig, sondern vollkommen leer. Eine irgendwie nennenswerte Entwicklung des Embryos hatte in diesen also nicht stattgefunden. So ist also nicht anzunehmen, daß zwischen den tauben, leeren Samen und denjenigen, die einen Embryo enthalten, aus denen entweder absterbende Keimlinge oder *curtans*-Homozygoten heranwachsen, ein kontinuierlicher Übergang besteht, so daß die Homozygoten etwa das Endglied einer Variabilitätsreihe wären. Wir müssen vielmehr als sicher annehmen, daß

ein qualitativer Unterschied zwischen den in den leeren Samen absterbenden Embryonen und den Keimlingen bzw. aufgezogenen Homozygoten besteht. Die einfachste Annahme ist also die, daß *curtans* außer einem gametischen Letalfaktor auch noch einen zygotischen besitzt, der gegenüber *albicans* ausgetauscht worden ist, daß aber trotzdem die Kombination *curtans · curtans* nur von äußerst geringer Lebensfähigkeit ist.

Wir müssen nun noch die übrigen Typen einer Durchsicht unterziehen, die aus der Kreuzung *Cockerelli* × *(albicans · curtans)* entstanden sind. Die reine *Cockerelli*, die in 67 Exemplaren vorhanden war, kann ohne weiteres auf durchgegangenen Selbstbestäubungen beruhen. Jegliche Fehler bei etwa 1800 Kreuzungen zu vermeiden, ist nahezu ausgeschlossen. Berechnet man die Anzahl der gefundenen *Cockerelli* Selbstbestäubungen auf die Gesamtzahl der erhaltenen Zygoten, so ergibt sich nur ein Fehlerprozentsatz von 0,03 %, der gering genug ist. Selbst wenn man die 38 fehlerhaften sonstigen Pflanzen noch hinzurechnet, so ergibt sich lediglich ein Fehlerprozentsatz von 0,05 %.

In ziemlicher Häufigkeit, nämlich in 66% unter den erhaltenen Pflanzen (= 520 Pflanzen) bzw. in 0,24 % unter den erhaltenen Zygoten findet sich der Typus, den ich als „*Cockerelli* ohne Gipfel" bezeichnet habe. Schon frühere Kreuzungen (bei der die *Cockerelli* als Mutter diente, z. B. *Oe. Cockerelli* × *suaveolens*), die ich gelegentlich einmal in etwas größerer Anzahl aufgezogen habe, ließen erkennen, daß der meistens bei der *Oe. Cockerelli* im Pollen aktive Komplex *elongans* hin und wieder, freilich äußerst selten, auch in der Eizelle auftritt, so daß „metakline Bastarde" von der Konstitution *elongans · flavens* gewonnen wurden. Typisch dafür war übrigens, daß diese Pflanzen ebenso wie diejenigen von der Konstitution *curtans · flavens* mit *Cockerelli*-Plastiden gelblich und schlecht ergrünend waren. Nun ist ja das Auftreten metakliner Bastarde, wobei diejenigen Komplexe, die normalerweise nur pollenaktiv sind, durch die Eizelle hindurchgehen, wie Renner oft erörtert hat, keine Seltenheit. Es ist eher bemerkenswert, daß *elongans* tatsächlich sehr selten auftritt, was schon die Kreuzung *Oe. Cockerelli* × *suaveolens* gezeigt hatte. Nehmen wir an, daß diese *Cockerelli* mit dem deformierten Gipfel als metakliner *elongans*-Bastard mit dem veränderten *curtans*-Komplex zustande gekommen ist, dann ergibt sich für *elongans*-Eizellen in der normalen *Cockerelli* ein Prozentsatz von 0,24 %. Um nun dem Verhalten dieser beiden möglicherweise veränderten Komplexe *curtans* und *elongans* genauer nachzugehen, sind im Laufe der Zeit eine Reihe von Kreuzungen angestellt worden, die im folgenden zunächst geschildert werden sollen, um dann daraus die Folgerungen zu ziehen.

1936; 311 *Oe. (suaveolens sulfurea* × *Cockerelli)* (= regenerierte *Cockerelli* aus *albicans · curtans* × *Cockerelli)*, aufgezogen 1937. Es wurden 5 Pflanzen von der Konstitution *flavens · curtans* gefunden und 7 Pflanzen von der Konstitution *flavens · elongans*, 2 Pflanzen von der Konstitution *albicans · curtans* und 1 von der Konstitution *albicans · elongans*.

1936; 312 *Oe. suaveolens sulfurea* × *Cockerelli* ohne Gipfel), aufgezogen 1937. 10 Pflanzen von der Konstitution *flavens · curtans*, 12 von der Konstitution *flavens · elongans*, einige davon mit deutlichem Gipfeldefekt, 3 Pflanzen *albicans · curtans* und 2 *albicans · elongans*. 3 Rosetten blieben liegen.

1935; 218 *Cockerelli* ohne Gipfel × *biennis* Hannover. Aufgezogen 1936. Es wurden 23 Pflanzen von der Konstitution *elongans · rubens* gefunden mit deutlich defektem Gipfel, 1 Pflanze von der Konstitution *elongans · rubens* ohne Gipfeldefekt, 10 Pflanzen von der Konstitution *curtans · rubens;* 2 Rosetten blieben liegen. Diese Kombination zeigt also, daß *elongans* hier sogar in erheblicher Anzahl neben *curtans* in der Eizelle auftritt.

1935; 189 *Cockerelli* ohne Gipfel selbstbestäubt. 1939 wurden 61 Pflanzen aufgezogen, zur Blüte gebracht 58, darunter befanden sich 52 mit dem deformierten Gipfel in wechselnder Ausbildung, bei 6 war der Gipfel nahezu normal, doch zeigte sich auch bei diesen bei etwas späterer Kontrolle während der Blüte, daß zuletzt doch noch eine gewisse Deformation auftrat.

1935; 163, 187, 188 *Cockerelli* × *Cockerelli* ohne Gipfel. Es wurden daraus 36 *Cockerelli*-Pflanzen erhalten, die die Gipfeldeformation ganz typisch zeigten, und 19, die sie nur äußerst schwach, teilweise überhaupt nicht aufwiesen. Der Ausbildungsgrad dieses Merkmals ist also schwankend.

Von den 5 Kreuzungen zeigen die ersten beiden zunächst an, daß der veränderte *curtans*-Komplex sowohl neben normalem *elongans* als auch neben dem veränderten *elongans* im Pollen aktiv bleibt, so daß daraus geschlossen werden kann, daß der ursprüngliche Ausfall von *curtans* im Pollen nichts mit einer Pollenschlauchkonkurrenz zu tun hat. Der Verdacht auf eine Pollenschlauchkonkurrenz mußte hier freilich sehr nahe liegen, weil, wie oben angegeben, auch in der normalen *Cockerelli* die Pollenschläuche mit verändertem *curtans* kaum ausreichen, um den Fruchtknoten wirklich zu durchwachsen. Das ist also offenbar nicht der Fall, sondern *curtans* bleibt in dem veränderten Zustand auch neben *elongans* pollenaktiv.

Nur noch eine kurze Erörterung des metaklinen *elongans*-Komplexes. Nehmen wir an, daß die *Cockerelli* mit dem deformierten Gipfel die Kombination *elongans* ♀ · *curtans* abgeändert ♂ darstellt, so ist zu fragen, ob diese Gipfeldeformation in irgend einer Weise mit der Veränderung der beiden Komplexe zusammenhängt. Das ist in der Tat der Fall, denn die Nachkommenschaften zeigen, daß sie erhalten bleibt.

Es fragt sich nun, welcher der beiden Komplexe für die Deformation des Gipfels verantwortlich ist. Aus der Tatsache, daß die Kreuzung *(albicans · curtans)* × *Cockerelli* eine normal-*Cockerelli* ergibt, die keine

Deformation des Gipfels erkennen läßt, darf man schließen, daß *elongans* dann, wenn der Komplex in der Eizelle statt im Pollen auftritt, ebenfalls eine Veränderung erfahren hat. Dasselbe zeigt die Tatsache, daß normaler *curtans* aus der Kreuzung 1935; 288 mit verändertem *elongans* wieder die Gipfeldeformation anzeigt. Das würde damit übereinstimmen, daß sein Auftreten in der Eizelle ungewöhnlich selten vor sich geht. Wir würden es angesichts des hier geschilderten Falles für nicht so besonders wahrscheinlich halten, da es ja bekanntlich sonst bei *Oenothera* so gut wie nirgends vorkommt, weil alle übrigen Komplexe, die als metakline Bastarde normalerweise pollenaktiv, aber in der Konkurrenz um die Eizelle verdrängt normal auftreten, stets genau ihre Charaktere vererben. Wir haben aber einen zweiten Fall gefunden, der sich ebenso verhält, worauf im 2. Teil dieser Arbeit näher eingegangen werden soll.

Es ist nunmehr noch die zytologische Bearbeitung der Konfiguration der Chromosomen in der Meiosis der verschiedenen oben angeführten Typen anzugeben.

1. Die reine *Cockerelli* besitzt 14 Chromosomen in einer Kette.

2. Die ursprüngliche Form *albicans · curtans*, die als Ausgangsmaterial für alle diese Kreuzungen benutzt wurde, besaß ebenfalls eine Kette von 14. Das zeigt also, daß *curtans* mit *albicans* kein gleichartig konstituiertes Chromosom gemeinsam hat.

Nun die abgeleiteten Formen aus der *Cockerelli*-Kreuzung:

1. Die regenerierte *Cockerelli* hat wiederum 14 in einer Kette.
2. Die *Cockerelli* ohne Gipfel hat ebenfalls 14 in einer Kette.
3. Die abgeleitete Form *albicans · curtans* zeigt die Konfiguration 10 2 2 (vgl. Abb. 5).
4. Die 21 kräftigen Pflanzen vom ähnlichen Typus erwiesen sich, wie vermutet wurde, als triploide und zeigten, wie alle solche, keine feste Konfiguration.
5. Die *Cockerelli lata* ist hyperdiploid, 14 in einer Kette + 1.
6. Die Pflanzen mit den krausen Blättern und langer Kelchröhre sind ebenfalls hyperdiploid, wahrscheinlich besitzen sie die Konfiguration 14 + 1.
7. Die Schmalblattpflanzen waren ebenfalls hyperdiploid, die Konfiguration ist 10 2 3.
8. Endlich wurden noch, wie oben schon angegeben, die Homozygoten *curtans · curtans* mit 7 Bivalenten gefunden.

Von ganz besonderem Interesse unter diesen Pflanzen sind diejenigen, die der ursprünglichen *albicans · curtans* glichen und die Konfiguration 10 2 2 aufwiesen. Man kann sich ihre Entstehung kaum

anders vorstellen, als unter der Annahme, daß *albicans* gegenüber *curtans* 2 Translokationen erfahren hat und dadurch nun selbst pollenaktiv geworden ist. Dabei ist natürlich anzunehmen, daß *albicans* nunmehr in der *Cockerelli* mit einem normalen *curtans*-Komplex zusammengetroffen ist. Wäre das tatsächlich der Fall, so müßte die Kreuzung *Oe. biennis* oder *suaveolens* × dieser abgeleiteten *albicans · curtans*-Pflanze *albicans*-Typen ergeben, die 2 Viererringe oder 1 Sechserring und im übrigen Bivalente aufweisen, sofern nicht noch in *albicans* zygotische Letalfaktoren vorhanden sind. Diese Kreuzungen wurden gemacht und 1942 auch in mehreren Kombinationen aufgezogen. Leider hat sich diese einfache Vorstellung nicht bestätigt; vielmehr wurden fast nur Typen gefunden, die 14 in einer Kette aufwiesen, phänotypisch stets den Tupfenfaktor von *curtans* besaßen, so daß in den Ausgangspflanzen wiederum eine sehr komplizierte Umgruppierung stattgefunden haben muß, deren Natur noch nicht zu übersehen ist.

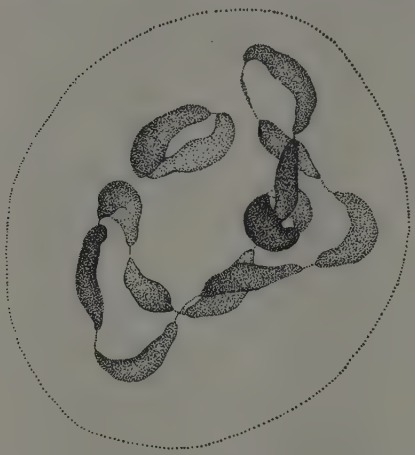


Abb. 5: Meiosis der abgeleiteten *albicans · curtans*-Pflanzen mit der Konfiguration 10 2 2.

Die abgeleiteten triploiden *albicans · curtans*-Typen lassen immerhin noch die einfache Erkläruug zu, daß *albicans* hier ohne weiteres mit durch den Pollen gegangen ist, weil seine Pollen-Letalfaktoren (wollen wir einmal das Vorhandensein solcher annehmen) mit pollenaktivem *curtans* zusammen rezessiv bleiben. Über die trisomen Formen ist folgendes zu sagen. Da bei *Oenothera* (n + 1) Pollen nicht funktionsfähig ist, können sie nur so entstanden sein, daß eine (n + 1) Eizelle aus der *Cockerelli* mit dem n-Pollen der *albicans · curtans* befruchtet wurde. Zwei verschiedene Grundtypen von Eizellen sind möglich, *curtans* + 1 der 7 *elongans*-Chromosomen, und metaklin *elongans* + 1 der 7 *curtans*-Chromosomen. Tatsächlich sind wohl Vertreter dieser beiden Typen gefunden worden, und zwar müssen diejenigen, die die Konfiguration 14 + 1 besitzen, als Abkömmlinge metakliner

elongans-Eizellen aufgefaßt werden. Von den 7 möglichen Typen wurden 2 gefunden, die *lata*-ähnliche Form und die krause Form. Genaueres über die Anordnung des überzähligen Chromosoms kann natürlich nicht gegeben werden. Die Schmalblattpflanzen mit der Konfiguration 10 2 3 dagegen dürften auf eine *curtans*-Eizelle zurückzuführen sein, die von dem oben erörterten abgeänderten *albicans*-Pollen befruchtet ist und dem *albicans* · *curtans*-Typus mit der Konfiguration 10 2 2 entspricht. Da aber die diploide Form mit der Konfiguration 10 2 2 in ihrer weiteren genetischen Analyse noch unklar geblieben ist, so kann auch über diese Schmalblattpflanzen nicht weiter Genaueres ausgesagt werden. Ohnehin ist ja eine eingehendere Untersuchung der Trisomen in diesem Zusammenhang nicht von Bedeutung.

Wir können also als Gesamtresultat zusammenfassen:

1. Der Komplex *curtans* kann gegenüber *flavens* in geringem Prozentsatz so verändert werden, daß er anschließend daran in den verschiedensten Zusammenstellungen, auch mit *elongans*, pollenaktiv bleibt. *Curtans* verändert sich weiter — gegenüber welchem Komplex, ist ohne weiteres nicht feststellbar — in ebenfalls sehr geringem Prozentsatz derartig, daß er nunmehr mit normalem *curtans* zusammen Homozygoten bilden kann, die 7 Bivalente in der Diakinese aufweisen. Freilich sind diese Pflanzen derartig klein und schwächlich, daß sie zu weiterer Fortpflanzung und Kreuzungen nicht benutzt werden konnten.

2. Der Komplex *elongans* verändert sich gegenüber *curtans* in der *Cockerelli* in geringem Prozentsatz so, daß er nunmehr in der Eizelle auftritt. Seine Veränderung macht sich phänotypisch im Gipfeldefekt bemerkbar und bleibt erhalten. Die Möglichkeit besteht also durchaus, daß für beide letalen Ausfälle bestimmte Faktoren oder größere Chromosomenstücke verantwortlich sind.

2. Teil: Untersuchungen an Oenothera strigosa.

Von Cornelia Harte.

Oe. strigosa gehört zu den streng heterogamen Formen. In den Eizellen kommt im Normalfall der Komplex *deprimens* vor, in äußerst seltenen Fällen kann aber auch der Pollenkomplex *stringens* in einer Eizelle auftreten. In Kreuzungen auf *Oe. strigosa* ist dies abweichende Verhalten von *stringens* am Auftreten von metaklinen Bastarden zu erkennen. Zum ersten Mal wurde 1932 von OEHLKERS aus der Kreuzung *Oe. (strigosa × suaveolens sulfurea)* unter 20 Pflanzen 1 solcher erhalten. Diese Pflanze, also *stringens · flavens* im *strigosa*-Plasma, wurde geselbstet (1932; 59 *Oe. (strigosa × suaveolens sulfurea) stringens · flavens* metaklin selbst) und die F_2 später von JAPHA in anderem Zusammenhang zytologisch untersucht (JAPHA 1939). Als Konfiguration wurde dabei festgestellt 4 2 2 2 2 2. Es besteht also kein Zweifel daran, daß hier wirklich die Komplexverbindung *stringens · flavens* vorlag. Die F_2, die von OEHLKERS aufgezogen wurde, zeigte eine reiche Spaltung nach verschiedenen Merkmalen. Auffällig war aber, daß die pollensterilen Pflanzen fehlten, die immer aus dem Bastard *flavens · stringens* herausspalten, sobald diese Kombination aus der reziproken Kreuzung *Oe. (suaveolens sulfurea × strigosa)* erhalten wird (OEHLKERS 1926).

Als Erklärung hierfür stehen grundsätzlich mehrere Möglichkeiten zur Verfügung. Erstens konnte es sich um eine Veränderung von *stringens* handeln, wobei der Pollensterilitätsfaktor fr verlorengegangen war und wodurch dieser Komplex zugleich erst die Fähigkeit erhalten hatte, sich in der Konkurrenz um die Eizelle durchzusetzen. Zweitens wäre es aber auch möglich, daß der Faktor fr im *strigosa*-Plasma nicht homozygotisch verwirklicht werden kann und die fr-fr-Homozygoten eliminiert werden, oder drittens, daß fr, wenn es homozygotisch vorhanden ist, im *strigosa*-Plasma nicht zur Auswirkung gelangen kann, so daß auch die rezessiven fr-fr-Pflanzen pollenfertil sind.

Experimenteller Teil.

1939 wurde die Kreuzung 1939; 188 *Oe. (strigosa × suaveolens sulfurea)* wieder hergestellt und die Samen im nächsten Jahre ausgesät. Unter 1738 Sämlingen wurde eine Pflanze gefunden, die die Kombination *stringens · flavens* darstellte. Durch ihre kräftiggrüne Farbe hob sie sich schon im Pikierkasten deutlich von den gelblich-grünen *deprimens · flavens*-Pflanzen ab. Ihre Konfiguration wurde bestimmt als 4 2 2 2 2 2. Dieser metakline Bastard wurde geselbstet (1940; 101 *stringens · flavens* metaklin selbst). Außerdem wurden noch die Rückkreuzungen 1940; 99 *Oe. (stringens · flavens* metaklin × *strigosa)* und 1940; 102 *Oe.* (pollensterile Pflanze fr-fr × *stringens · flavens*

metaklin) hergestellt. Die Samen aus allen drei Kreuzungen wurden 1941 aufgezogen. Die F_2 (etwa 200 Pflanzen) zeigte eine reiche Spaltung nach den Merkmalen, die auch für die F_2 der normalen *stringens · flavens*-Bastarde charakteristisch sind, aber hier und in den beiden Rückkreuzungen (je 50 Pflanzen) fehlten die Pollensterilen. Die Individuenzahlen sind dabei groß genug, um (in der F_2) eine 3:1- oder (in den Rückkreuzungen) eine 1:1-Spaltung sichtbar machen und mit Sicherheit erkennen zu lassen.

Hier zeigte sich also das gleiche wie bei der früher gefundenen metaklinen Pflanze, nämlich daß der durch die Eizelle übertragene *stringens*-Komplex sich anders verhält, wie wenn er normal durch den Pollen geht. Durch den Ausfall der Pollensterilen auch in der Rückkreuzung mit dem Pollen der Metaklinen auf rezessive fr-fr-Pflanzen kann die dritte Möglichkeit der Erklärung, Hemmungswirkung des *strigosa*-Plasmas, ausgeschlossen werden, da die als Mutter benutzten Pflanzen aus der Kreuzung *Oe. (suaveolens sulfurea × strigosa) flavens · stringens* selbst) hervorgegangen waren und die Eizellen also *suaveolens*-Plasma enthielten, in dem die Eigenschaft „pollensteril" sich ausprägen kann. In der Rückkreuzung der Eizellen der metaklinen Pflanze mit *stringens* ist keine nennenswerte Anzahl von tauben Samen vorhanden, ein Ausfall von Rezessiven durch Zygotenletalität ist also ebenfalls ausgeschlossen. Somit bleibt zur Erklärung nur noch, daß *stringens* von vornherein verändert war und den Faktor fr verloren hatte.

Um neben diesem metaklinen Bastard auch das Verhalten des normalen, unveränderten *stringens* in der Verbindung mit *flavens* im *strigosa*-Plasma zu beobachten, wurde *deprimens · flavens* aus der schon erwähnten Kreuzung 1939; 188 *Oe. (strigosa × suaveolens sulfurea)* mit *strigosa* rückgekreuzt (Kreuzung 1940; 100). In den Eizellen des Bastards verdrängt *flavens* den Komplex *deprimens* fast vollkommen, und da zudem durch die starke Verkettung (12 2) die *flavens*-Chromosomen zusammengehalten werden, erhält man aus der Rückkreuzung vorwiegend *flavens · stringens*, diesmal unverändert, im *strigosa*-Plasma. Einige Pflanzen dieser Konstitution wurden geselbstet und außerdem wieder mit *strigosa* ♂ gekreuzt. Für die Rückkreuzung mit dem Pollen dieser *stringens · flavens*-Pflanzen stand nur eine Heterozygote Fr-fr zur Verfügung, so daß hier eine Spaltung 3:1 zu erwarten war. Diesmal traten in allen drei Nachkommenschaften die Pollensterilen auf. Die gefundenen Zahlen sind:

Kreuzung	Fertil	Pollen steril	Erwartetes Verhältnis	P (χ^2 Test nach Fisher)
1941; 66 *Oe. [(strigosa × suaveolens sulfurea) deprimens · flavens × strigosa] flavens · stringens* selbst = F_2	82	32	3:1	0,5—0,3
1941; 73 *Oe. flavens · stringens* (*strigosa*-Plasma) × *strigosa* = F_1 R, Eizelle	23	35	1:1	0,2—0,1
1941; 83 heterozygote Pflanze Fr-fr × *flavens · stringens* (*strigosa*-Plasma) = F_1 R, Pollen	15	6	3:1	0,9—0,8

In allen drei Fällen ist also die Übereinstimmung der gefundenen Spaltung mit der Erwartung vorhanden. Bei der Eizellen-Kreuzung erscheint die Abweichung zunächst ziemlich groß, aber die statistische Prüfung ergibt mit $P = 0{,}2—0{,}1$, daß sie noch innerhalb der Grenzen der zufälligen Streuung liegt und daher ohne Bedeutung ist.

Diskussion der Ergebnisse.

Das Ergebnis dieser Kreuzungen ist ein zusätzlicher Beweis dafür, daß für den Faktor Fr-fr auch im *strigosa*-Plasma eine normale Spaltung möglich ist. Das Fehlen dieser Spaltung in der Nachkommenschaft des metaklinen Bastards muß also darauf beruhen, daß der Komplex *stringens*, der in die Eizelle gelangte, verändert war und den Faktor fr nicht mehr enthielt. Dieser übereinstimmende Befund bei den zwei bis jetzt beobachteten metaklinen *stringens*-Bastarden macht es deutlich, daß es sich in beiden Fällen nicht um ein *stringens* handelte, das zufällig in eine Eizelle gelangt war, sondern daß dieser Komplex vorher abgeändert wurde und sich erst dadurch in der Konkurrenz gegen *deprimens* durchsetzen konnte. Von dieser wahrscheinlich sehr tiefgreifenden Veränderung kann an der Spaltung innerhalb der Nachkommenschaft nur das eine festgestellt werden, daß dabei der Faktor fr abgegeben wurde. Ein ähnlicher Fall, wo beobachtet wurde, daß der Pollenkomplex einer streng heterogamen Form nur in der Eizelle auftreten kann, nachdem er in bestimmter Weise verändert ist, liegt vor bei den im 1. Teil dieser Arbeit beschriebenen metaklinen *elongans*-Bastarden. *Stringens* steht mit diesem Verhalten also nicht isoliert da. An beiden Komplexen, *stringens* und *elongans*, müssen genau feststellbare Veränderungen vorgehen, bevor sie in die Eizelle gelangen können. Der Ausfall der normalen Komplexe ist also nicht einzig eine Folge der Konkurrenz mit dem Eizellenkomplex, sondern in der Zusammensetzung der Pollenkomplexe begründet, wie auch RENNER bereits feststellte (RENNER 1940). Die Konfiguration von *stringens* · *flavens* metaklin in der Meiosis, ein 4-Ring und 5 Bivalente, die mit den normalen *flavens* · *stringens*-Bastarden übereinstimmt, schließt die Möglichkeit aus, daß es sich bei der festgestellten Veränderung um eine neue Translokation handelt. Es muß also ein crossing-over zwischen *deprimens* und *stringens*, wobei unter anderem der Faktor fr von *stringens* gegen Fr aus *deprimens* eingetauscht wurde, oder ein diese genetische Wirkung bedingender Chromosomenumbau vorgegangen sein. Daß dies aber nicht die einzige Veränderung sein kann, die *stringens* erleidet, bevor es in der Eizelle vorkommen kann, macht folgende Überlegung wahrscheinlich. In der Kombination *flavens* · *stringens* im *suaveolens*- und im *strigosa*-Plasma, in der das Chromosom 2—3 mit fr als Biva-

lent vorhanden ist, spaltet dieser Faktor frei, muß also auch in den Eizellen im normalen Verhältnis 1:1 enthalten sein. An der Verteilung dieses Chromosoms ist also kein Einfluß einer Konkurrenz festzustellen. In ^{h}*Hookeri* · *stringens* und *velans* · *stringens*, wo dieser Faktor in einem 4-Ring liegt, der die Chromosomenenden 1—4 umfaßt, tritt er aber viel seltener in den Eizellen auf (Oehlkers 1926), so daß hier ein deutliches Überwiegen der *Hookeri*- bzw. *velans*-Gene in den Eizellen festzustellen ist und in der F_2 und der Rückkreuzung der Eizellen des Bastards mit *stringens* die Pollensterilen sehr selten sind. Die *stringens*-Chromosomen 5—6 und 9—10 dagegen, die mit *flavens* und ^{h}*Hookeri* einen 4-Ring bilden, können sich gegenüber *flavens* in den Eizellen überhaupt nicht durchsetzen (Harte 1942), und gegenüber ^{h}*Hookeri* ist das gleiche Verhalten nach neuen, noch unveröffentlichten Befunden sehr wahrscheinlich. Für das Fehlen des gesamten Komplexes *stringens* in den Eizellen der *Oe. strigosa* sind also mehrere Faktoren verantwortlich, die sicher an verschiedene Chromosomen gebunden sind. Die Tatsache, daß der Komplex an verschiedenen Stellen verändert werden muß, erklärt auch die große Seltenheit der metaklinen *stringens*-Bastarde, weil eben nur eine sehr geringe Wahrscheinlichkeit dafür besteht, daß die hierzu nötigen Veränderungen zusammentreffen. Das Auffällige ist aber, daß die Chromosomen, solange sie als Bivalente vorhanden sind, keinen feststellbaren Einfluß auf die Konkurrenz um die Eizelle haben. Dies ändert sich erst, sobald sie mit einem Komplex verbunden werden, von dem sie sich im Translokationstypus unterscheiden, so daß sie mit diesem in der Meiosis Ringe bilden und dadurch zusammen bleiben. In diesen Fällen summiert sich der Einfluß, der von den einzelnen Chromosomen ausgeht, und das Ergebnis ist eine mangelnde Konkurrenzfähigkeit der Gonen mit den *stringens*-Chromosomen gegenüber denen, die die entsprechenden Chromosomen des antagonistischen Komplexes enthalten. Ob dieses Verhalten auf verschiedene Gene zurückzuführen ist, die als polymere Faktoren zusammenwirken, oder ob der Einfluß von ganzen Chromosomenstücken ausgeht oder erst durch das Zusammenwirken mehrerer Chromosomen entsteht, kann nach dem vorliegenden Material nicht entschieden werden. Die Auffassung, daß sich hier verschiedene Einflüsse summieren, hat jedoch einige Wahrscheinlichkeit für sich. Viele einzelne Gene aus *stringens*, die sich auf fast alle Chromosomen verteilen, können homozygotisch verwirklicht werden und spalten in Zahlenverhältnissen, die eine Gonenkonkurrenz ausschließen, sobald eben die betreffenden Chromosomen als Bivalente vorhanden sind (Oehlkers 1926, Harte 1942),

während ein Unterliegen in der Konkurrenz festzustellen ist, wenn die Chromosomen durch die Ringbildung zusammengehalten werden. Hier erhebt sich jetzt die Frage, ob dies ein Sonderverhalten von *stringens* ist, oder ob sich die gleichen Zusammenhänge auch für andere Pollenkomplexe der Oenotheren nachweisen lassen.

Zusammenfassung.

1. Gegenstand der Untersuchung waren metakline *stringens* · *flavens*-Bastarde aus der Kreuzung *Oe. (strigosa* × *suaveolens sulfurea)*. An der Nachkommenschaft wurde festgestellt, daß *stringens*, sobald es in der Eizelle von *Oe. strigosa* auftritt, sich verändert und dabei den Faktor fr für Pollensterilität verloren hat.

2. Durch Vergleich mit anderen *stringens*-Bastarden wurde festgestellt, daß dies nicht die einzige Veränderung des Komplexes sein kann, sondern daß auch von anderen Chromosomen ein Einfluß auf die Eizellen-Konkurrenzfähigkeit von *stringens* ausgeht.

3. Diese Einflüsse sind nicht feststellbar, solange die Chromosomen als Bivalente vorhanden sind. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß sie sich summieren können und ein Unterliegen von *stringens* in der Konkurrenz um die Eizelle bewirken in den Komplexkombinationen, in denen die betreffenden Chromosomen in Ringen liegen.

Literaturverzeichnis für Teil 1 u. Teil 2.

Cleland u. Oehlkers, Erblichkeit und Zytologie verschiedener Oenotheren und ihrer Kreuzungen. Jb. wiss. Bot. **73,** 1—124 (1930). — Harte, C., Meiosis und crossing over. Weitere Beiträge zur Zytogenetik von Oenothera. Z. f. Bot. **38,** 65—137 (1942). — Japha, B., Die Meiosis von Oenothera II. Z. f. Bot. **34,** 321 bis 369 (1939). — Morgan, Th. H., Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Deutsche Ausgabe von H. Nachtsheim, Berlin, Borntraeger (1921). — Muller, A. J., An Oenothera-like case in Drosophila. Proc. Nat. Acad. Sci. **3** (1917). — Oehlkers, F., Vererbungsversuche an Oenotheren. I. Oenothera Cockerelli Bartlett und ihre Kreuzungen. Z. f. ind. Abstl. **26,** 1—31 (1921). — Ders., Erblichkeit und Zytologie einiger Kreuzungen mit Oe. strigosa. Jb. wiss. Bot. **65,** 411—446 (1926). — Ders., Crossing over bei Oenotheren. Z. f. Bot. **26,** 385—430 (1933). — Ders., Meiosis und crossing over. Zytogenetische Untersuchungen an Oenothera. Z. f. ind. Abstl. **78,** 157—186 (1940). — Renner, O., Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. Z. f. Bot. **11,** 305—380 (1919). — Ders., Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den Oenotheren. Z. f. Bot. **13,** 609—621 (1921). — Ders., Kurze Mitteilungen über Oenothera. IV. Über die Beziehungen zwischen Heterogamie und Embryosackentwicklung und über diplarrhene Verbindungen. Flora n. F. **34,** 145—158 (1940). — Ders, Über die Entstehung homozygotischer Formen aus komplexheterozygotischen Oenotheren. Flora n. F. **35,** 201—238 (1941). — Ders., Über das crossing over bei Oenothera. Flora n. F. **36,** 117—214 (1942). — Ders. und Cleland, Zur Genetik und Zytologie der Oenothera chicaginensis und ihrer Abkömmlinge. Z. f. ind. Abstl. **66,** 275—318 (1933).

Die Moosvegetation der Lorbeerwälder auf Tenerife.

Von Karl Mägdefrau.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Den kanarischen Lorbeerwald bezeichnet SCHIMPER als „die eigenartigste und interessanteste Pflanzenformation der atlantischen Inseln", ja als eine der „bemerkenswertesten Formationen der Welt", und reiht ihn ein unter die temperierten Regenwälder. Ein ähnliches Waldbild ist sonst selten anzutreffen und nur in weiter Entfernung von den Kanarischen Inseln: in Japan, Südchile, Kapland und Neuseeland. Im jüngeren Tertiär dagegen waren Wälder ähnlicher Art weit verbreitet und bedeckten u. a. beträchtliche Teile Europas. Dieses Analogon gewisser einstiger Tertiärwälder kennen zu lernen, war das Hauptziel meiner vom Februar bis April 1938 nach den Kanaren unternommenen Reise. Hierbei widmete ich mein Augenmerk auch der Moosvegetation, die auf den folgenden Seiten geschildert werden soll.

Die Reise wurde mir ermöglicht durch das MARLOTH-Stipendium der Deutschen Botanischen Gesellschaft (Berlin), für dessen Gewährung ich dem Ausschuß der MARLOTH-Stiftung, den Herren Prof. DIELS, Prof. PILGER und Prof. TIEGS meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte. Besonderen Dank schulde ich auch Herrn Dr. O. BURCHARD in Villa Orotava (Tenerife), der mir wertvolle Ratschläge für meine Exkursionen gab.

1. Die Verbreitung des Lorbeerwaldes auf Tenerife.

Der kanarische Lorbeerwald ist auf den westlichen Inseln (Hierro, Gomera, La Palma und Tenerife) sowie auf Madeira zuhause; auf Gran Canaria ist er völlig ausgerottet. Auch auf Tenerife bedeckte er in früheren Zeiten wesentlich größere Flächen als heutzutage. Da er an die feuchtigkeitspendende Passatwolkendecke gebunden ist, finden wir

ihn nur auf der Nordseite der Insel, und zwar in einer Meereshöhe von etwa 700 bis 1000 m; ober- und unterhalb dieser Höhen geht er in eine Macchien-ähnliche Vegetationsform über. Infolge der starken Entwaldung ist der Lorbeerwald auf Tenerife nur noch an vier Stellen erhalten (Abb. 1): im Tenogebirge, südlich Agua Garcia, nordöstlich Las Mercedes und oberhalb (südlich) Taganana. Kleineren Resten begegnen wir in den zahlreichen Schluchten (Barrancos), die vom Gebirge

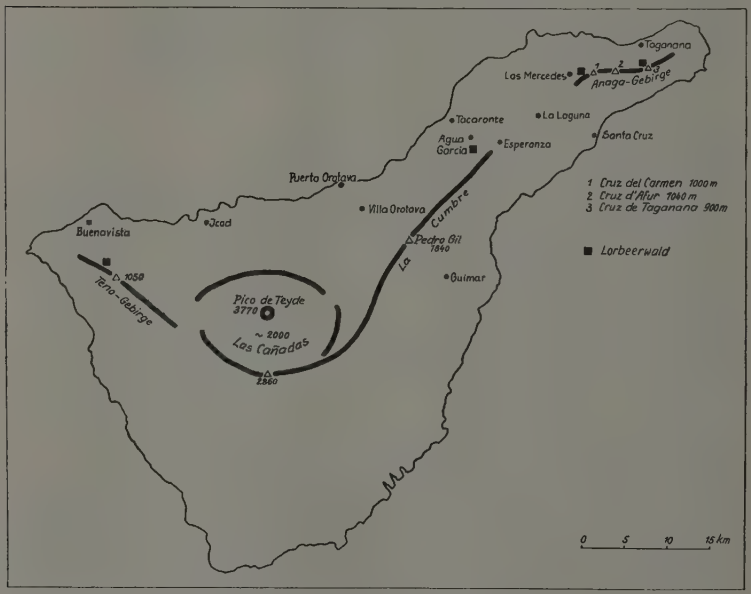


Abb. 1. Kartenskizze der Insel Tenerife.

herabziehen. Den Teno-Wald habe ich nicht besucht, da ich von seiner Existenz erst zu spät erfuhr, doch dürfte er nach BURCHARDS Darstellung gegenüber den drei übrigen Beständen nichts Besonderes bieten. Der Wald von Agua Garcia war einst der berühmteste von allen, so daß er oftmals geschildert worden ist (besonders durch CHRIST, MEYER, SCHIMPER). Durch Fassung der Quelle und Herausschlagen von Bäumen hat er aber von seiner einstigen Üppigkeit viel verloren, enthält jedoch noch die stärksten *Persea*-Stämme der Insel. Auch der Mercedes-Wald hat durch den Umstand, daß er den Bewohnern von Santa Cruz als

Ausflugsziel dient, stark eingebüßt. Völlig unberührt dagegen ist bis heute der Wald von Taganana (Abb. 2) geblieben, den BURCHARD als den „artenreichsten Lorbeerwald der Insel und wohl des Archipels“ bezeichnet.

Abb. 2. Lorbeerwald oberhalb Taganana, mit *Athyrium umbrosum* als Bodenvegetation und *Rubus Bollei* als Lianen.

2. Das Klima der Lorbeerwaldregion.

Die westlichen Kanaren sind durch eine das Jahr über nur wenig schwankende Temperatur ausgezeichnet, was auf die ozeanische Lage, den im Sommer wehenden Nordost-Passat und auf den Einfluß des Golfstroms zurückzuführen ist. Das gleichmäßig milde Klima Tenerifes wird besonders anschaulich durch die Tatsache, daß Dr. O. BURCHARD in Villa Orotava (etwa 400 m) tropische Orchideen das ganze Jahr über im Freien unter einem Sonnenschutzdach kultiviert. Die umstehende Tabelle der Monatsmittel (nach VON FICKER) zeigt, daß die Klimaschwankungen in den höheren Regionen größer sind als an der Küste.

Die Niederschläge sind im Winter wesentlich höher als im Sommer. Die relative Feuchtigkeit dagegen verteilt sich in den unteren und mittleren Höhen ziemlich gleichmäßig über das ganze Jahr, und hier sind auch die Differenzen zwischen Morgen und Mittag sehr gering. Die Passatwolkendecke wirkt sich für die Lorbeerwälder insofern sehr günstig aus, als sie sie in den regenarmen Sommermonaten mit Feuchtig-

Station	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahr
Temperatur (Extremmittel)													
Orotava (100 m)	15,5	15,1	15,3	16,1	17,6	18,0	20,5	22,2	20,9	19,7	18,2	16,4	18,0
Laguna (550 m)	12,6	12,6	13,3	14,3	15,7	17,6	20,1	22,0	20,4	18,3	15,6	13,3	16,3
Cañadas (2100 m)	3,3	3,8	5,4	7,2	9,9	12,0	16,0	16,8	13,2	9,5	5,9	3,9	8,9
Niederschlagsmenge (in mm)													
Orotava	56	44	49	17	24	10	0,5	3	7	56	83	56	406
Laguna	91	83	66	47	16	8	3	2	12	55	82	93	558
Cañadas	26	39	40	5	1	0	0	9	7	27	104	73	331
Relative Feuchtigkeit (Tagesmittel)													
Orotava	70	73	76	74	76	76	78	79	76	75	74	71	75
Laguna	82	80	78	78	77	75	73	69	71	78	80	82	77
Cañadas	53	48	48	34	29	26	22	22	37	48	54	50	39

keit versorgt. Die Tabellen (nach VON FICKER) geben hierüber Aufschluß.

3. Der Vegetationscharakter der Lorbeerwälder.

SCHIMPER reiht den kanarischen Lorbeerwald in die temperierten Regenwälder ein. Seine immergrünen Charakterbäume sind die drei Lauraceen *Persea Indica* (bis 40 m hoch), *Laurus Canariensis* und *Ocotea foetens*, ferner *Myrica faya* (Myricac.), *Prunus Lusitanica* (Rosac.), *Ilex Canariensis* und *platyphylla* (Aquifoliac.), *Apollonias Canariensis* (Laurac.), *Visnea mocanera* (Ternstroemiac.), *Rhamnus glandulosa* (Rhamnac.), *Pleiomeris Canariensis* (Myrsinac.), *Notelaea excelsa* (Oleac.) und *Viburnum rugosum* (Caprifoliac.). Eigentümlich ist die große Ähnlichkeit des Blattumrisses (elliptisch) bei allen diesen Bäumen (s. Abb. bei SCHENCK S. 342—43). Träufelspitzen fehlen völlig. Unter der Bodenvegetation fallen vor allem die Farne auf. Manche weichen von den europäischen nur wenig ab, wie *Blechnum spicant*, *Asplenum adiantum nigrum* var. *acutum*, *Polystichum aculeatum* var. *Atlanticum* und das breitblättrige *Polypodium vulgare* var. *Teneriffae* (Abb. 3); auch *Athyrium umbrosum* (Abb. 2) und *Dryopteris Canariensis* sind habituell von ihren europäischen Verwandten wenig verschieden. Auffallende Farngestalten sind dagegen *Woodwardia radicans* mit ihren riesigen, einzeln stehenden Wedeln, das dreizackige *Asplenum hemionitis* und die kreisrunden, auf dünnem Stiel sich erhebenden Blättchen des *Adiantum reniforme*. Auch die Pteridinen sind durch eine behaarte Form des *Pteridium aquilinum* und durch *Pteris arguta* vertreten. Die sonst mehr

an trockeneren Stellen lebende *Davallia Canariensis* und das felsbesiedelnde *Asplenum ceterach* ssp. *aureum* (bis 40 cm lang!) dringen in den Lorbeerwald ein. Schließlich sei noch *Selaginella denticulata* genannt, die an Wegrändern den feuchten Erdboden oft weit überzieht. Die Krautflora der Lorbeerwälder dagegen ist nicht sonderlich stark ent-

Abb. 3. Epiphytische Vegetation im Lorbeerwald von Taganana: *Neckeria intermedia*, *Polypodium vulgare* var. *Teneriffae*, *Sempervivum* sp.

wickelt. Es seien hier nur *Hypericum grandiflorum*, mehrere Senecionen und die prachtvolle *Canarina campanula* genannt. Lianen treten zwar im allgemeinen nicht besonders hervor, sind aber durch mehrere Typen vertreten, wie *Semele androgyna*, *Smilax pendulina* und vor allem *Rubus Bollei* (Abb. 2).

Der soeben kurz skizzierte Lorbeerwald geht an seinen Rändern in eine Macchien-ähnliche Formation über. Diese wird hauptsächlich

von buschförmigen *Myrica faya*, *Laurus Canariensis*, *Ilex Canariensis* gebildet, wozu sich noch *Erica arborea* gesellt, während die feuchtigkeitsliebenden Bäume (*Persea*, *Pleiomeris*, *Ilex platyphylla* usw.) fehlen.

4. Die Moosvegetation der Lorbeerwälder.

a) Die Verteilung der Bryophyten auf die fünf Vegetationsregionen.

Auf Tenerife können wir, wie schon ALEXANDER VON HUMBOLDT, LEOPOLD VON BUCH u. a., 5 Vegetationsregionen unterscheiden. Die Basis der ganzen Insel umzieht die Sukkulenten-Region, auf der Nordseite bis 500 m, im Süden bis 800 m ansteigend. Sie ist gekennzeichnet durch strauchige Euphorbien (*Euphorbia Canariensis*, *E. regis Jubae*, *E. balsamifera* u. a.), *Kleinia neriifolia*, *Ceropegia dichotoma*, zahlreiche Semperviven, die Kanarenpalme (*Phoenix Jubae*) und den Drachenbaum (*Dracaena draco*), insgesamt also eine ausgeprägt xerophytische Pflanzengesellschaft. Darüber folgt die Region der Lorbeerwälder und Macchien (auf der Nordseite 500—1600 m, auf der Südseite 800—1300 m). Erstere haben wohl nie einen geschlossenen Gürtel gebildet, sondern waren, wie SCHIMPER mit Recht sagt, von jeher an die Stellen reichlicher Bodenfeuchtigkeit gebunden. Außerhalb der eigentlichen Lorbeerwaldbestände treffen wir nur Lorbeergestrüpp, zu dem sich im Süden der Insel noch *Cistus* gesellt, und gegen die obere Grenze hin ausgedehnte Bestände von *Erica arborea* an. In den tiefeingeschnittenen Schluchten zieht sich diese Formation auch in die basale Region hinab. Die dritte Region, welche bis zum Cañadas-Zirkus hinaufreicht (2000 m) und sich in ihrem unteren Teil mit der *Erica*-Region verzahnt, ist gekennzeichnet durch die Kanarenkiefer (*Pinus Canariensis*), zu der sich die beiden Leguminosensträucher *Cytisus proliferus* und *Adenocarpus viscosus* gesellen. Mit der oberen Grenze der Passatwolkendecke hört dieser „Pinar" vollständig auf, um der Retama-Region (bis 2500 m) Platz zu machen, die ihren Namen einem fast blattlosen Ginster, der „Retama" (*Spartocytisus supranubius*) verdankt. Dieser besiedelt die große Cañadas-Ebene, „wo die Nächte kalt, die Tage trocken und warm sind" (GRISEBACH), zusammen mit einigen nur ganz vereinzelt auftretenden Stauden, von denen das berühmte Pik-Veilchen (*Viola cheiranthifolia*) den Höhenrekord der kanarischen Blütenpflanzen mit 3200 m aufstellt. Der restliche Abschnitt des Pik-Kegels, also etwa 2500—3770 m ist praktisch frei von Phanerogamen und wird daher von GRISEBACH „nackte Region" genannt.

Nach dieser kurzen Schilderung können wir schon voraussagen, daß wir die Hauptmenge der Moose in der zweiten Region antreffen

werden. In der basalen Region kommen, wenn wir von den wasserführenden, mit Lorbeergestrüpp bewachsenen Barrancos absehen, nur einige xerophile Bryophyten vor, wie *Trichostomum brachydontium* (= *mutabile*), *Ceratodon purpureus*, *Tortula muralis*, *Grimmia campestris* und das Lebermoos *Plagiochasma rupestre*, dessen Thallus sich bei Trockenheit einrollt und damit die mit schwarzbraunen Bauchschuppen besetzte Unterseite nach außen kehrt (vgl. Abb. 2 in Herzog 1926).

In der Retama-Zone sind hauptsächlich glashaarige Grimmien (*Grimmia campestris*, *Canariensis*, *crinita*, *decipiens*, *trichophylla*) bekannt geworden, daneben *Anacolia Webbii*, *Bartramia stricta* und *Pogonatum aloides*, aber kein Lebermoos. Alle diese Arten treten aber in dieser Höhe nur selten auf. Vom Gipfel des Pico de Teyde führt Schenck auf Grund älterer Angaben noch *Eucladium verticillatum* und *Frullania nervosa* an, doch sind mir aus der späteren Literatur keine Bestätigungen bekannt.

Alle diese genannten Moose begegnen uns auch in der Region der Lorbeerwälder und Macchien, so daß die auf Tenerife wachsenden Bryophyten entweder auf diese Region beschränkt sind oder doch meist ihre Hauptverbreitung darin haben.

b) Die Bodenvegetation der Lorbeerwälder.

Auf Tenerife sind bis jetzt 61 Lebermoose und 171 Laubmoose gefunden worden. Von diesem sind 38 bzw. 68 als Begleiter der eigentlichen Lorbeerwälder anzusprechen, oder in Prozenten ausgedrückt: 62 bzw. 40 %. Die übrigen Arten wachsen in der lichten Macchie und im Pinar. Daß die Lebermoose in einem höheren Anteil in den Lorbeerwäldern vorkommen als die Laubmoose, erklärt sich aus ihrem größeren Feuchtigkeitsbedürfnis.

Die Moosflora am Boden der Lorbeerwälder ist offensichtlich ärmer als in den mitteleuropäischen Bergwäldern, vor allem fehlen die bei uns Massenvegetation bildenden Arten völlig wie *Hylocomium proliferum*, die Rhytidiadelphen, *Thuidium tamariscinum*, *Plagiochila asplenoides* usw. Lediglich *Mnium undulatum* treffen wir häufiger an. Sonst sind es nur kleinere Arten, die den Waldboden besiedeln, aber meist nicht in größeren Flächen, sondern nur in kleineren Trupps, wie *Bartramia stricta*, *Dicranum scoparium*, *Leucobryum glaucum* var. *albidum*, gelegentlich auch *Polytrichum attenuatum*, am Waldrande *Pseudoscleropodium purum* und *Scleropodium illecebrum*. Letzteres lebt in größter Menge in der trockeneren Macchie und dürfte eines der gemeinsten Moose Tenerifes sein.

Eine reiche Moosvegetation dagegen entwickelt sich da, wo der Boden offen zutage tritt, wie an steilen Böschungen und in Hohlwegen. Neben manchen bekannten Arten wie *Calypogeia trichomanis*, *Alicularia scalaris*, *Diplophyllum albicans*, *Ceratodon purpureus*, *Brachythecium rutabulum*, *Pogonatum aloides* begegnen uns hier manche Charakterformen der Kanaren: *Fimbriaria Africana*, die große *Fossombronia angulosa*, *Anthoceros Husnoti* mit bis 10 cm langen Sporogonen (neben *A. levis* und *punctatus*). Meist überziehen diese Moose große Flächen.

Eine besondere Assoziation besiedelt die alten Baumstümpfe im Lorbeerwald, wie *Isothecium myosuroides* mit seiner Varietät *Bornmuelleri*, *Sematophyllum substrumulosum*, *Lejeunea flava* fast stets zusammen mit *Lophocolea fragrans*, ferner *Scapania gracilis*, *Saccogyna viticulosa* u. a.

Bryologisch besonders ergiebig sind die feuchten Felsen und größeren Blöcke in den Schluchten des Loorbeerwaldes. Neben den weitverbreiteten Typen *Calypogeia fissa*, *Frullania dilatata* und *tamarisci* (diese auch an trockenen Standorten), *Thamnium alopecurum*, *Fissidens incurvus* und *taxifolius*, *Trichostomum brachydontium* (Hauptverbreitung auf sonnigen Felsen und Böden), *Eurhynchium Stokesii* und *Hypnum cupressiforme* sind es vor allem atlantische Arten, die uns hier begegnen: *Lophocolea fragrans*, *Madotheca levigata* var. *thuja*, *Phragmicoma Mackayi*, *Saccogyna viticulosa* und vor allem der quadratmetergroße Flächen überziehende hellgrüne *Fissidens serrulatus*. Dazu kommen noch ausgeprägte makaronesische Endemen: *Lejeunea lamacerina*, *Rhynchostegiella macilenta* und *Homalia Webbiana*, und an triefend nassen Felsen die tropische *Dumortiera hirsuta*.

c) Epiphytische Vegetation.

In den einzelnen Lorbeerwaldgebieten der Insel Tenerife ist die epiphytische Vegetation sehr verschieden stark ausgeprägt. Bei Agua Garcia bemerken wir infolge der Austrocknung und Lichtung fast nichts mehr davon. Etwas mehr bietet der Mercedes-Wald. Dagegen finden wir die Epiphyten in prachtvoller Entwicklung im Lorbeerwald von Taganana. Die Baumstämme sind hier bis hoch hinauf in dicke Moospelze eingehüllt, dazwischen massenhaft die breitblättrige kanarische Form des *Polypodium vulgare*. Die Rhizome der *Davallia Canariensis* schlingen sich hoch hinauf, selbst Semperviven siedeln sich an (Abb. 3).

Unter den epiphytischen Moosen treten durch Massenwuchs und Größe zwei Arten physiognomisch stark hervor: die atlantische *Madotheca levigata* var. *thuja* und die auf Kanaren, Madeira und Azoren beschränkte *Neckera intermedia*. Von Laubmoosen sind es nur noch vier weitere

Arten, die als ausgesprochene Epiphyten zu nennen sind: der auf Tenerife endemische *Leptodon longisetus*, die nur auf den atlantischen Inseln vorkommenden *Leucodon Canariensis* und *Homalothecium Mandoni* sowie das südeuropäische *Eurhynchium striatum* var. *meridionale*. Die kleineren Lebermoose fallen zwar nicht so sehr auf, sind aber, im Vergleich zu Mitteleuropa, in einer stattlichen Zahl vertreten, besonders die Jubuleen. So sind, neben *Metzgeria furcata* und *Radula Lindbergiana*, vor allem nicht weniger als 8 Frullanien zu nennen: außer den weitverbreiteten Arten *Frullania tamarisci* und *dilatata* und der selteneren *F. fragilifolia* die atlantischen *F. germana* und *microphylla*, die auf Kanaren, Madeira und Azoren beschränkten *F. nervosa* und *Teneriffae* und schließlich *F. Bryhnii*, die bisher außerhalb Tenerifes noch nicht gefunden worden ist. Nicht alle genannten Frullanien sind strenge Epiphyten. So gehen *F. dilatata* und *tamarisci* ebenso wie bei uns auch auf Felsen, und *F. Bryhnii* vermag sogar auf Erdboden zu wachsen. Dazu sind noch die winzigen epiphytischen Lejeuneen durch ein halbes Dutzend Arten in den Lorbeerwäldern Tenerifes vertreten.

c) Pflanzengeographische Elemente.

Wenn wir die Herkunft der Gewächse der einzelnen Vegetationsregionen betrachten, so fällt uns eine deutliche Verschiedenheit auf. In der Sukkulentenregion herrschen neben einer erstaunlich hohen Zahl von Endemen die afrikanischen Elemente vor, in der Macchie und im Pinar die mediterranen. Anders dagegen verhält sich der Lorbeerwald. Seine Baumarten sind zwar fast durchweg endemisch, besitzen aber in anderen Ländern Verwandte, so z. B. *Laurus Canariensis* und *Viburnum rugosum* im Mittelmeergebiet (*Laurus nobilis*, *Viburnum tinus*), *Persea* und *Ilex Canariensis* in Nordamerika, *Apollonias* in Ostindien. Dazu kommt noch die zuerst von Hooker erkannte Tatsache, daß viele Bäume und auch Farne und Kräuter des Lorbeerwaldes in sehr ähnlichen Formen bereits im Jungtertiär West- und Mitteleuropas gefunden wurden (*Persea*, *Laurus*, *Ocotea*, *Apollonias*, *Notelaea*, *Smilax*, *Woodwardia* usw.; Näheres siehe Schenck).

Bei den Laubmoosen liegen die Dinge ähnlich, abgesehen von der so gut wie bryophytenfreien Sukkulenten-Region. Die Macchie und der Pinar zeigen auch in ihrer Moosflora einen starken mediterranen Einschlag, der im eigentlichen Lorbeerwald ganz zurücktritt, wie folgende Übersicht der Lorbeerwald-Moosflora zeigt:

	Artenzahl	Endemisch (Atlant. Inseln)	Mediterran	Mediterran-atlantisch	Atlantisch	„Disjunkte“
Lebermoose	38	7	1	1	11	15
Laubmoose	68	16	1	5	11	9

Es fällt demnach neben den Endemen die große Zahl atlantischer Typen auf. Diese dürfen wir wohl mit Wallace meist als tertiäre Elemente ansehen, die am West- und Südwestrand Europas die Eiszeit überdauerten. In der letzten Spalte sind als „Disjunkte" diejenigen Moose zusammengezählt, die heute in Nordamerika und Europa bzw. in Nordamerika, Europa und Ostasien vorkommen. Auch diesen Disjunktionen dürfen wir wohl ein hohes Alter zuschreiben (vgl. Irmscher). Im europäischen Tertiär sind bisher nur sehr wenig Bryophyten bekannt geworden, so daß wir nicht den unmittelbaren Beweis für den Zusammenhang zwischen heutiger Lorbeerwaldflora und der west- und mitteleuropäischen Tertiärflora wie bei den Gefäßpflanzen erbringen können. Doch sprechen das reich entwickelte atlantische Element wie auch die genannten Disjunktionen für ein hohes Alter auch der Moose des Lorbeerwaldes.

Zum Schluß sei noch ein Wort über die Endemen hinzugefügt. Grisebach (1872, S. 512) meint, daß die endemischen Gewächse der Kanaren in kurzer Zeit von den eingeführten Pflanzen völlig verdrängt sein würden. Demgegenüber muß mit Christ die starke Lebenskraft gerade der Endemen betont werden, in deren natürliche Bestände kein eingeführtes Gewächs, selbst nicht die Opuntie und Agave, einzudringen imstande ist, und welche jeden sich selbst überlassenen Boden wieder besiedeln. Derselben Vitalität erfreuen sich die endemischen Moose. Diejenigen Bryophyten, die im Lorbeerwald physiognomisch am stärksten hervortreten, sind neben einigen atlantischen Typen (*Fissidens serrulatus*, *Madotheca levigata* var. *thuja*, *Saccogyna viticulosa*) zwei Endemen der Kanarischen Inseln (einschl. Madeira und Azoren): *Neckera intermedia* und *Leucodon Canariensis* (Abb. 3).

5. Verzeichnis der vom Verfasser auf Tenerife gesammelten Bryophyten.

Über die Lage der Fundpunkte vgl. die Kartenskizze (Abb. 1). In der Nomenklatur der Lebermoose schließe ich mich K. Müller, bei den Laubmoosen V. Brotherus an. Herr Prof. Dr. Th. Herzog (Jena) revidierte meine Laubmoosbestimmungen und bestimmte mehrere schwierigere Arten; Herr Direktor Dr. K. Müller (Freiburg i. Br.) gewährte mir dieselbe wertvolle Hilfe für die Lebermoose. Beiden Herren möchte ich auch an dieser Stelle hierfür meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Hepaticae.

Targionia hypophylla L.: Barranco del Rio bei Guimar, Felswand.

Plagiochasma rupestre (Forst.) Steph.: Montaña Taco bei Buenavista, 300 m; Cruz d'Afur, auf Erde an sonnigen Felsen, 1040 m.

Reboulia hemisphaerica (L.) Raddi: Mercedeswald, auf Erdboden, 800 m.

Fimbriaria Africana Mont.: Lorbeerwald von Agua Garcia, feuchte Felsen, 880 m; Barranco del Rio bei Guimar, feuchte Felswand.

Lunularia cruciata (L.) Dum.: Lorbeerwald von Agua Garcia, auf Erdboden, 880 m.

Dumortiera hirsuta (Sw.) Reinw.: Barranco im Lorbeerwald oberhalb Taganana, 600 m; Lorbeerwald von Agua Garcia, feuchte Felsen, 880 m.

Aneura sinuata (Dicks.) Dum.: Barranco im Lorbeerwald oberhalb Taganana, auf nassen Steinen, 500 m.

Metzgeria furcata (L.) Lindbg.: Lorbeerwald von Las Mercedes, auf *Laurus Canariensis*, 800 m.

Fossombronia angulosa (Dicks.) Raddi: Lorbeerwald von Agua Garcia, auf Erde an Wegeinschnitten massenhaft, 880 m; Lorbeerwald von Las Mercedes, feuchter Hohlweg. Zwischen Orotava und Cañadas, *Erica*-Region, 1500 m, feuchter Hohlweg.

Marsupella emarginata (Ehrh.) Raddi: Cruz de Taganana, auf Erdboden in Hohlweg, 900 m; Cruz del Carmen, 900 m; südöstlich Tacaronte, *Erica*-Region, 1100 m, Wegränder; Cruz del Carmen, 1000 m (kleine Form).

Gongylanthus ericetorum (Raddi) Nees: Zwischen Orotava und Cañadas, *Erica*-Region, 1500 m, feuchter Hohlweg; Valle Grande bei Santa Cruz, oberes Ende, auf Erde zwischen *Erica arborea*.

Alicularia scalaris (Schrad.) Ehrh.: Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Erdboden.

Haplozia crenulata (Sm.) Dum. *fo. gracillima* (Sm.) Hook.: Cruz de Taganana, in einem Hohlweg auf Erde, 900 m.

Haplozia pumila (With.) Dum. (?): Lorbeerwald von Agua Garcia, feuchte Felsen, 880 m (steril).

Plagiochila spinulosa (Dicks.) Dum.: Lorbeerwald von Agua Garcia, schattige Felsen, 880 m.

Lophocolea fragrans Mor. et De Not.: Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Baumstumpf, 850 m; Lorbeerwald von Agua Garcia, feuchte Felsen, 880 m.

Chiloscyphus denticulatus Mitten: Lorbeerwald von Taganana, farnreiche Schlucht, etwa 700 m.

Saccogyna viticulosa (Mich.) Dum.: Lorbeerwald von Las Mercedes, morscher Baumstumpf, 850 m; Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Erdboden, 800 m; oberhalb Taganana, *Erica*-Lorbeerwald, auf Erdboden, etwa 500 m; Lorbeerwald von Agua Garcia, feuchte Felsen, 880 m.

Calypogeia trichomanis (L.) Corda: Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Erdboden, 800 m.

Calypogeia fissa (L.) Raddi: Lorbeerwald von Agua Garcia, feuchte Felsen, 880 m.

Diplophyllum albicans (L.) Dum.: Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Erdboden; oberhalb Taganana, *Erica*-Lorbeerwald, auf Erdboden, etwa 500 m; Cruz de Taganana, Hohlweg, 900 m.

Scapania gracilis Lindbg.: Lorbeerwald von Agua Garcia, auf Baumstumpf, 880 m; Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Erdboden.

Scapania nemorosa (L.) Dum.: Cruz de Taganana, 900 m.

Scapania compacta (Roth) Dum.: Cruz del Carmen, 1000 m, La Montañeta südwestlich Esperanza, auf Erdboden, *Erica*-Region, 1100 m.

Radula Lindbergiana GOTTSCHE: La Montañeta südwestlich Esperanza, auf Rinde von *Ilex Canariensis*, 1200 m.

Madotheca levigata SCHRAD. var. *thuja* NEES: Valle Grande bei Santa Cruz, oberer Teil, zwischen *Erica arborea;* Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Erdboden, 850 m; Lorbeerwald von Las Mercedes, an Baumstämmen, 800 m; Lorbeerwald von Agua Garcia, schattige Felsen, 880 m; Lorbeerwald oberhalb Taganana, auf *Laurus Canariensis*, 800 m; Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Fels, 800 m.

Madotheca thuja (DICKS.) DUM.: Cruz d'Afur, an sonnigem Fels, 1040 m.

Frullania tamarisci (L.) DUM.: Valle Grande bei Santa Cruz, oberes Ende, auf Felsen zwischen *Erica arborea;* Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Rinde von *Ocotea foetens*, 850 m; Lorbeerwald von Las Mercedes, auf *Laurus Canariensis*, 800 m; Cruz d'Afur, an sonnigem Fels, etwa 1000 m; Lorbeerwald von Agua Garcia, auf Fels, 880 m.

Frullania germana TAYLOR: Cruz del Carmen, an *Eucalyptus*-Stamm, etwa 900 m; La Montañeta südwestlich Esperanza, auf *Erica arborea*, 1200 m.

Frullania Teneriffae NEES: La Montañeta südwestlich Esperanza, auf Rinde von *Ilex Canariensis*, 1200 m; La Montañeta südwestlich Esperanza, auf Erdboden zwischen *Pinus Canariensis*, 1200 m; Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Rinde von *Notelaea excelsa*, 850 m.

Frullania nervosa MONT.: Lorbeerwald von Las Mercedes, auf *Prunus Lusitanica*, 800 m.

Frullania Bryhnii K. MÜLL.: Lorbeerwald oberhalb Taganana, auf *Laurus Canariensis;* Cruz del Carmen, auf *Ilex Canariensis*, etwa 900 m.

Frullania microphylla (GOTTSCHE) PEARS.: Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Rinde von *Ilex Canariensis*, 850 m; Lorbeerwald von Taganana, auf *Prunus Lusitanica.*

Frullania dilatata (L.) DUM.: La Montañeta südwestlich Esperanza, auf *Erica arborea*, 1200 m; La Montañeta südwestlich Esperanza, auf Baumstumpf, 1100 m; Barranco im Lorbeerwald oberhalb Taganana, auf Steinen, 600 m.

Phragmicoma Mackayi (HOOK.) DUM.: Lorbeerwald von Taganana, auf *Prunus Lusitanica;* Barranco im Lorbeerwald oberhalb Taganana, auf Steinen, ca. 700 m.

Harpalejeunea ovata (HOOK.) SCHIFFN.: Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Rinde, 800 m.

Microlejeunea ulicina (TAYL.) EVANS: Unterhalb (westl.) des Cruz del Carmen, auf *Erica arborea*, 900 m.

Lejeunea flava (SWARTZ) NEES: Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Rinde von *Ilex Canariensis*, 850 m; unterhalb des Cruz del Carmen, auf Baumstumpf, 900 m.

Lejeunea lamacerina STEPH.: Lorbeerwald von Taganana, farnreiche Schlucht, etwa 800 m; Lorbeerwald von Taganana, auf Baumwurzeln, etwa 800 m; Barranco oberhalb Taganana, im Lorbeerwald, auf nassen Steinen, 500 m; Lorbeerwald von Agua Garcia, feuchte Felsen, 880 m.

Anthoceros levis L.: Lorbeerwald von Agua Garcia, feuchter Erdboden, 880 m.

Anthoceros punctatus L.: Cruz de Taganana, 900 m.

Musci.

Fissidens incurvus STARKE: Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Steinen.

Fissidens taxifolius L.: Lorbeerwald von Agua Garcia, feuchte Felsen, 880 m; Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Erdboden, 800 m.

Fissidens serrulatus Brid.: Lorbeerwald von Agua Garcia, feuchte Felsen 880 m; Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Erdboden.

Campylopus fragilis (Dicks.) var. *gracilis* Schiffn.: Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Erdboden 800 m.

Leucobryum glaucum (L.) Schimp. var. *albidum* (Brid.) Lindbg.: Lorbeerwald oberhalb Taganana, 600 m; unterhalb Cruz del Carmen, 900 m.

Weisia viridula (L.) Hedw.: La Montañeta südwestlich Esperanza, 1000 m.

Trichostomum brachydontium Bruch (= mutabile Bruch): Lorbeerwald von Las Mercedes, an Fels, 850 m; Barranco im Lorbeerwald von Taganana, auf Steinen.

Trichostomum brachydontium Bruch var. *cophocarpum* Herzog: Montaña Taco bei Buenavista, 300 m.

Trichostomum brachydontium Bruch typ. *mutabile*, fo. nova *stenothecia* Herzog: La Montañeta südwestlich Esperanza, 1000 m.

Timmiella barbula Schwaegr.: Barranco del Rio bei Guimar, Felswand.

Pleurochaete squarrosa (Brid.) Lindbg.: Montaña Taco bei Buenavista, 300 m.

Tortula emarginata Bryol. Eur.: Trockner Bimssteinhohlweg oberhalb Guimar.

Grimmia campestris Burch.: Barranco del Rio bei Guimar, trockne, sonnige Felsen.

Funaria attenuata (Dicks.) Lindbg.: Südöstlich Tacaronte, *Erica*-Region auf Erde 1100 m; zwischen Orotava und Cañadas, *Erica*-Region, feuchter Hohlweg, 1500 m.

Haplodontium Notarisii Mitten: Valle Grande bei Santa Cruz, schattiger Fels.

Bryum torquescens Bryol. Eur.: Cruz del Carmen, auf Erdboden, 1000 m.

Bryum Canariense Brid.: Barranco del Rio bei Guimar, Felswand.

Mnium undulatum L.: Lorbeerwald von Agua Garcia, auf Erdboden, 880 m; unterhalb Cruz del Carmen, 900 m.

Bartramia stricta Brid.: La Montañeta südwestlich Esperanza, 1000 m; Aufstieg von Guimar zum Pedro Gil, *Pinus Canariensis*-Wald.

Philonotis rigida Brid.: Cruz de Taganana, 900 m.

Ptychomitrium nigricans Kunze: Barranco del Rio bei Guimar, sonnige Felsen.

Hedwigia albicans Web.: Barranco del Rio bei Guimar, sonnige Felsen.

Leucodon Canariensis Schwaegr.: Lorbeerwald von Las Mercedes, auf *Laurus Canariensis*, 800 m; Lorbeerwald von Las Mercedes, auf *Visnea mocanera*, 850 m; Cruz del Carmen, an Stamm von *Prunus Lusitanica*.

Pterogonium ornithopodioides Huds.: Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Fels, 800 m.

Leptodon longisetus Mont.: Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Rinde von Ilex, 850 m.

Neckera intermedia Brid.: Lorbeerwald von Las Mercedes, an Laubbäumen. 850 m; Lorbeerwald oberhalb Taganana, auf *Laurus Canariensis* 800 m.

Homalia Webbiana (Mont.) Schimp.: Barranco im Lorbeerwald von Taganana, 600 m.

Thamnium alopecurum L.: Schlucht im Lorbeerwald von Las Mercedes, auf feuchtem Fels; Lorbeerwald von Agua Garcia, feuchte Felsen; Barranco im Lorbeerwald von Taganana, 600 m.

Isothecium myosuroides L.: Schlucht unterhalb Cruz del Carmen, nach Las Mercedes zu, 900 m; Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Baumstumpf 850 m.

Isothecium myosuroides L. var. *Bornmuelleri* Schiffn.: Lorbeerwald von Las Mercedes, auf morschem Baumstumpf, 850 m.

Scorpiurium circinatum Brid.: Barranco del Rio bei Guimar, Felswand.

Homalothecium Mandoni Mitten: Lorbeerwald von Las Mercedes, auf *Laurus Canariensis*, 800 m; La Montañeta südwestlich Esperanza, auf Rinde, 1200 m.

Brachythecium rutabulum L.: Lorbeerwald von Taganana, in Hohlwegen.

Scleropodium illecebrum Vaill.: Valle Grande bei Santa Cruz, oberes Ende, an Felsen zwischen *Erica arborea;* Barranco del Rio bei Guimar, Felswand; La Montañeta südwestlich Esperanza, *Erica*-Region, auf Erdboden, 1100 m; La Montañeta südwestlich Esperanza, auf Laubbaumstumpf, 1200 m.

Rhynchostegiella macilenta Ren. et. Card.: Barranco im Lorbeerwald von Taganana, überrieselter Fels, 600 m.

Eurhynchium Stokesii (Turn.) Bryol. Eur.: Lorbeerwald von Agua Garcia, schattige Felsen.

Eurhynchium striatum (Schreb.) Schimp. var. *meridionale* Schimp.: Lorbeerwald von Las Mercedes, an Laubbaumstämmen, 850 m.

Pseudoscleropodium purum (L.) Fleisch.: Cruz del Carmen, unter *Erica arborea.*

Sematophyllum substrumulosum (Hampe) Broth.: Lorbeerwald von Las Mercedes, morscher Baumstumpf, 850 m.

Hypnum cupressiforme L: Lorbeerwald von Agua Garcia, Baumstumpf, 880 m; Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Fels, 880 m.

Pogonatum aloides Hedw.: Lorbeerwald von Las Mercedes, auf Erdboden, 800 m; Lorbeerwald von Agua Garcia, feuchter Erdboden, 880 m.

Polytrichum attenuatum Menz.: Cruz de Taganana, 900 m.

Polytrichum juniperinum Willd.: Cruz del Carmen, unter *Erica arborea.*

Literatur.

Ade, A., und Koppe, F., Beitrag zur Kenntnis der Moosflora der Kanarischen Inseln und der pyrenäischen Halbinsel. Hedwigia **81,** 1—36 (1942). — Brotherus, V., Laubmoose. In Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Bd. 10—11. Leipzig 1924—25. — Burchard, O., Beiträge zur Ökologie und Biologie der Kanarenpflanzen. Bibliotheca botanica, Heft 98. Stuttgart 1929. — Christ, H., Vegetation und Flora der Canarischen Inseln. Englers Botanische Jahrb. **6,** 458—526 (1885). — Von Ficker, H., Die meteorologischen Verhältnisse der Insel Teneriffa. Abh. d. Preuß. Akad. d. Wiss., Jg. 1930, phys.-math. Kl., Nr. 1. Berlin 1930. — Geheeb, A., und Herzog, Th., Bryologia Atlantica. Bibl. botanica, Heft 73. Stuttgart 1910. — Grisebach, A., Die Vegetation der Erde. Bd. 2. Leipzig 1872. — Herzog, Th., Geographie der Moose. Jena 1926. — Irmscher, E., Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. 1—2. Mitteil. a. d. Inst. f. Allg. Bot. Hamburg **5,** 17—235 (1922) und **8,** 169—374 (1929). — Meyer, H., Die Insel Tenerife. Leipzig. 1896. — Müller, K., Lebermoose. In Rabenhorst, Kryptogamenflora, 2. Aufl., Bd. 6 (Leipzig 1906—16) und Erg.bd., Lief. 1—2 (Leipzig 1939—40). — Schenck, H., Beitrag zur Kenntnis der Vegetation der Canarischen Inseln. Mit Einfügung hinterlassener Schriften A. F. W. Schimpers. Wissensch. Erg. d. dtsch. Tiefsee-Expedition „Valdivia", Bd. 2, Teil 1, Lief. 2. Jena 1907. — Schimper, A. F. W. siehe Schenck. — Schiffner, V., Ein Beitrag zur Flora von Madeira, Teneriffa und Gran Canaria. Österr. Bot. Zeitschr., Jg. 1901, Nr. 4. — Ders., Neue Materialien zur Kenntnis der Bryophytenflora der atlantischen Inseln. Hedwigia **41,** 269—294 (1902). — Winter H., Beiträge zur Kenntnis der Laubmoosflora von Madeira und Teneriffa. Hedwigia **55,** 82—144 (1914).

Bemerkungen zu Geschlechtsbestimmungsfragen.

Von **Edgar Knapp.**

I.

Seit den klassischen Untersuchungen von CORRENS an *Bryonia* besteht kein Zweifel mehr darüber, daß der Unterschied zwischen den männlichen und weiblichen Individuen einer rein diözischen Art bei den Blütenpflanzen, sofern er erblich bedingt ist, auf einem einfach mendelnden, d. h. unifaktoriell oder monohybrid spaltenden Erbunterschied beruht. Das eine Geschlecht, meist das weibliche, ist homozygot, das andere, meist das männliche, heterozygot. Bei den Metazoen hat sich dasselbe gezeigt (diplogenotypische Geschlechtsbestimmung).

CORRENS hat diesen genetischen Befund so ausgedrückt, daß er (bei weiblicher Homozygotie) den weiblichen Individuen einen weiblichen Realisator γ homozygot zugesprochen hat, den männlichen einen männlichen Realisator α und den weiblichen Realisator γ. γ und α werden bei der RT des heterozygotischen Geschlechts wie 2 Allele eines Lokus auf die Gonen verteilt.

Die Gepflogenheit, den unifaktoriellen Erbunterschied, der den Unterschied der beiden Geschlechter bei diözischen Arten bedingt, durch α—γ zu symbolisieren, entspricht nicht den bewährten Prinzipien, die sonst zur Charakterisierung unifaktorieller Erbunterschiede angewandt werden. Ein bewährtes Verfahren, unifaktorielle Unterschiede zu kennzeichnen, besteht ja bekanntlich darin, daß man den beiden verschiedenen Ausprägungsformen des in Frage stehenden Lokus gleiche Buchstaben oder Silben gibt, wobei nur das eine Symbol groß, das andere klein geschrieben wird (Beispiele: *A—a*, *Alb—alb*, usw.) Noch besser ist das neuere Verfahren der Bezeichnung des Lokus durch ein Symbol (z. B. *rad*), das gleichzeitig als Symbol für ein Allel benutzt wird, während

das als Bezugsallel verwandte Allel dieses Lokus durch ein dem Lokus-Symbol exponentiell angefügtes + gekennzeichnet wird (z. B. rad^+).

Daß zur Kennzeichnung des den Geschlechtsunterschied bedingenden Erbunterschiedes von CORRENS zwei verschiedene Buchstaben des griechischen Alphabets benützt wurden, hat seinen Grund zweifellos darin, daß das Geschlecht als besonderes, in vieler Hinsicht vor anderen Merkmalen ausgezeichnetes Merkmal anzusehen ist. An sich ist die Symbolisierung ja auch unwesentlich, wenn sie nicht Ausdruck anfechtbarer Vorstellungen ist oder zu unrichtigen Folgerungen Anlaß gibt.

Wir wollen vor allem klar herausstellen, daß zunächst lediglich festgestellt worden ist, daß die Entscheidung darüber, ob ein Individuum männlich oder weiblich wird, dadurch gefällt wird, daß es, nach der CORRENSschen Bezeichnungsweise, entweder $\frac{\gamma}{\gamma}$ oder $\frac{\gamma}{\alpha}$ erhält. Die Geschlechtsentscheidung kann aber bewirkt werden

1. dadurch, daß von α eine bestimmte Wirkung ausgeht, die im Zusammenwirken mit einem γ und dem übrigen Idiotypus zu männlicher Ausbildung führt, und von γ eine Wirkung, die, bei Homozygotie für γ, im Zusammenwirken mit dem übrigen Idiotypus zu weiblicher Ausbildung führt,

2. dadurch, daß nur von α, nicht aber von γ eine geschlechtsbestimmende Wirkung ausgeht, so daß α im Zusammenwirken mit dem übrigen Idiotypus Männlichkeit ergeben würde, ohne α dieser Idiotypus aber zu Weiblichkeit führen würde,

3. dadurch, daß nur von γ, nicht aber von α eine geschlechtsbestimmende Wirkung ausgeht.

Welche der 3 Möglichkeiten (zwischen denen theoretisch auch noch Zwischenstufen möglich sind, z. B. α und γ gleichsinnig wirkend, aber α schwächer als γ) tatsächlich realisiert ist, kann in den meisten Fällen nicht von vornherein entschieden werden. Lediglich dann, wenn die weiblichen Individuen 2 X-Chromosomen, die männlichen nur 1 X-, aber kein Y-Chromosomen besitzen (XO-Typus), ist von vornherein bewiesen, daß von α keine Wirkung ausgehen kann, da α hier ja nur das Fehlen von γ bedeutet. Sonst kann die Frage lediglich dadurch geprüft werden, daß α oder γ zugefügt oder weggenommen werden, ohne daß das andere Allel (γ oder α) an deren Stelle tritt. Bei einigen Objekten sind ja solche Untersuchungen durchgeführt; wir kommen noch darauf zurück.

CORRENS hat mit seinen „Realisatoren“ α und γ aber nicht nur das durch die Experimente erwiesene Vorliegen eines unifaktoriellen

Unterschiedes ausdrücken wollen, sondern hat wesentlich konkretere Vorstellungen damit verbunden, die über das zunächst Geprüfte hinausgingen und die deshalb nur hypothetischen Charakter haben konnten. Die rein genetische Feststellung des unifaktoriellen Unterschiedes hat er gedeutet durch die entwicklungsphysiologische Annahme, daß vom Realisator α eine Wirkung ausgeht, die die Entfaltung der weiblichen Organe hemmt, vom Realisator γ aber eine Wirkung, die die Entfaltung der männlichen Organe verhindert. Diese Annahme fügt sich also in den Rahmen unserer erstgenannten Möglichkeit. Mir ist nicht recht klar, wie CORRENS an dieser Annahme festhalten konnte, nachdem der XO-Typus der Geschlechtschromosomen festgestellt war und für diese Fälle doch gezeigt war, daß „α" keine Wirkung haben konnte.

Diese Vorstellung von CORRENS ist erwachsen aus der Vorstellung von der „bisexuellen Potenz" der Organismen, d. h. der Vorstellung, daß jedes eingeschlechtige Individuum potentiell auch die Möglichkeit besitzt, Merkmale oder Organe des anderen Geschlechtes zu entwickeln. Diese bisexuelle Potenz ist in vielen Fällen nachgewiesen worden. Hieraus den Schluß zu ziehen, daß die Eingeschlechtigkeit dadurch zustande kommt, daß von einem Geschlechtsrealisator eine die Entfaltung des andern Geschlechts verhindernde Wirkung ausgeht, ist aber nicht berechtigt. Es kann nur gesagt werden, daß relativ geringfügige Änderungen des Idiotypus, wie etwa die Änderung, die Wegnahme oder die Zufügung einer einzigen Erbeinheit, unter Umständen aber auch die Änderung einer Außenbedingung, die Entwicklung statt in die eine Richtung in die des anderen Geschlechtes lenken kann.

Wenn man von Geschlechtsrealisatoren spricht, muß man sich darüber klar sein, ob man damit Erbeinheiten meint, die ganz bestimmte, für die Geschlechtsausbildung notwendige Wirkungen ausüben, oder ob lediglich der die Realisierung des einen oder andern Geschlechts entscheidende unifaktoriell spaltende Erbunterschied ins Auge gefaßt wird, wobei die diesen Unterschied ausmachenden Allele als „Realisatoren" bezeichnet werden, ohne Rücksicht darauf, welcher Art die primäre Wirkung dieser Erbeinheiten ist und ob beide überhaupt real sind, oder ob der eine nur das Fehlen des andern ausdrückt. Die Analyse von „Realisatoren" im ersteren Sinne wäre eine kaum in Angriff genommene, vorwiegend genphysiologische Aufgabe, während der Begriff der Realisatoren im 2. Sinne lediglich einer formal-genetischen Ausdrucksweise des Tatbestandes eines die Geschlechtsausprägung entscheidenden unifaktoriellen Unterschiedes

entspricht. Wir wollen den Begriff der Realisatoren weiterhin nur in diesem zweiten, formal-genetischen Sinne verstehen.

Um diesen letzteren Tatbestand auszudrücken, empfiehlt es sich, statt der Symbole α und γ, die stets zu Mißdeutungen Anlaß geben, entsprechend den sonst zur Kennzeichnung monohybrid spaltender Unterschiede üblichen Gepflogenheiten, bei weiblicher Homozygotie M und M^+, bei männlicher Homozygotie F^+ und F zu schreiben. Der geschlechtsentscheidende Unterschied würde also durch folgende Erbformeln auszudrücken sein:

Bei Homozygotie des weiblichen Geschlechts: ♀♀: $\frac{+}{+}$; ♂♂: $\frac{+}{M}$.

Bei Homozygotie des männlichen Geschlechts: ♀♀: $\frac{F}{+}$; ♂♂; $\frac{+}{+}$.

Ebensogut könnte man bei weiblicher Homozygotie natürlich auch f^+ statt M und dann f statt M^+ oder bei männlicher Heterozygotie m^+ statt F und dann m statt F^+ setzen. Es kommt ja nur darauf an, welches der beiden Allele man jeweils als Bezugsallel betrachtet. Die Erbformeln wären dann:

Bei Homozygotie des weiblichen Geschlechts: ♀♀: $\frac{f}{f}$; ♂♂: $\frac{f}{+}$

Bei Homozygotie des männlichen Geschlechts: ♀♀: $\frac{+}{m}$; ♂♂: $\frac{m}{m}$

Außer den Realisatoren führt CORRENS noch einen A-, einen G- und einen Z-Genkomplex ein, wobei A der Komplex sein soll, der für die Ausbildung der Staubgefäße da ist, G jener für die Fruchtblätter und Z das Gen oder die Gene, die Ort und Zeit der Entfaltung von A und G bestimmen (CORRENS 1928, S. 78). Diese Komplexe wären sowohl bei monözischen als auch bei diözischen Pflanzen anzunehmen. Mit diesen Komplexen soll vor allem zum Ausdruck gebracht werden, daß die Realisatoren nicht die einzigen irgend etwas mit der Geschlechtsausbildung zu tun habenden „Gene" sind, sondern daß sie eben nur auf Grund einer bestimmten, bei Weibchen und Männchen gleichartigen erblichen Grundlage die Realisierung des einen oder anderen Geschlechtes bewirken. Zweifellos hat die Einführung der AGZ-Komplexe in diesem Sinne einen heuristischen Wert besessen, vor allem in einer Zeit, als man vielleicht noch zu sehr einzelne Eigenschaften zu einzelnen Genen in Beziehung setzte und die Auffassung, daß eben allen Eigenschaften der gesamte Idiotypus zugrunde liegt, noch nicht überall genügend Eingang gefunden hatte. Man hatte oft übersehen, daß im genetischen

Experiment nur die genetische Bedingtheit von Unterschieden erfaßt wird.

Wenn die Einführung der *A G Z*-Komplexe nur die Bedeutung haben soll, zu betonen, daß nicht nur das Allelenpaar *M* und M^+ das männliche und weibliche Individuen unterscheidet, sondern auch der übrige bei beiden Geschlechtern identische Idiotypus dem zugrunde liegt, was irgendwie mit Merkmalen der geschlechtlichen Ausprägung in Zusammenhang steht, so mag sie aus den oben genannten Gründen ihre Berechtigung haben. Sie ist aber an sich überflüssig, weil wir in Erbformeln üblicherweise immer nur unterscheidende Allele einsetzen. Wenn festgestellt ist, daß eine rotblühende und eine weißblühende Pflanze sich voneinander durch die Allele + und *a* des Lokus a unterscheiden und wir nun den Erbgang des Unterschiedes der Blütenfarbe darstellen wollen, geben wir der einen Pflanze die Erbformel $\frac{+}{+}$, der anderen $\frac{a}{a}$, ohne daß wir die Gleichheit des übrigen, an der Blütenfarbe beteiligten Genotypus durch Einführung eines Komplexes für die Ausbildung von Blütenfarbe ausdrücken würden. Ich meine deshalb, man sollte auch die *A G Z*-Komplexe ganz fallen lassen und sich eben immer darüber klar sein, daß nicht die Vererbung des Geschlechts, sondern die Vererbung des Geschlechtsunterschiedes analysiert und durch die Erbformeln dargestellt wird, genau so, wie wir nicht die Vererbung der Blütenfarbe an sich, sondern die Vererbung des Unterschiedes zwischen roter und weißer Blütenfarbe im oben angeführten Beispiel analysiert nnd symbolisiert haben.

Goldschmidt hat bekanntlich eine andere Formulierung für die Genetik der Geschlechtsbestimmung eingeführt. Bei weiblicher Homozygotie bezeichnet er die ♀♀ mit *MM FF*, die ♂♂ mit *MMF*. Der rein genetische Sinn dieser beiden Formeln, oder besser des Unterschiedes zwischen diesen beiden Formeln, denn wir analysieren im genetischen Experiment ja nur Unterschiede, ist natürlich derselbe, wie wenn Correns für die ♀♀ *AA GG ZZ γ γ*, für die ♂♂ aber *AA GG ZZ α γ* schreibt. Denn der unbestrittene genetische Tatbestand ist der des Homozygotie-Heterozygotie-Mechanismus, der natürlich bei beiden Darstellungen zum Ausdruck kommen muß. Bei Correns ist er durch den Gegensatz *α*-*γ* zum Ausdruck gekommen, bei Goldschmidt wird er bezeichnet durch *F* und Fehlen von *F*. Es ist aber zweckmäßig und sonst auch üblich, einen monohybrid spaltenden genetischen Unterschied dadurch zu charakterisieren, daß beiden diesen genetischen Unterschied ausmachenden Allelen ein Symbol gegeben wird, selbst wenn (was Goldschmidt eben weiter ausdrücken will), das zweite Allel nur das Fehlen des ersten bedeutet.

Wie Correns hat auch Goldschmidt sich bei seinen Formeln nicht auf die Kennzeichnung des genetischen Unterschiedes zwischen den beiden Geschlechtern beschränkt. Wie Correns führt er neben dem Element, das Weibchen und Männchen

unterscheidet *(F)*, einen bei beiden Geschlechtern gleichen Komplex ein, den er *M* nennt. Er versteht darunter einen Differenziator, der die männliche Ausprägung fördert, während *F* der entsprechende Differenziator für Weiblichkeit sein soll. Ursprünglich scheint er mit *F* und *M* die Anlagenkomplexe für die Sexualorgane selbst gemeint zu haben. GOLDSCHMIDT spricht also nur dem einen der beiden unterscheidenden Allele eine geschlechtsbestimmende Wirkung zu, während nach ihm das zweite Allel, entsprechend unserer 2. bzw. 3. Möglichkeit (S. 140), nur das Fehlen des ersten Allels wäre. Diese Auffassung ist für manche Fälle erwiesen, für andere wahrscheinlich gemacht, während sie für die meisten Fälle eine reine Annahme bedeutet. Wenn *M* nur bedeuten soll, daß das Genom nach Wegnahme eines *F* zu männlicher Ausbildung führt, ist etwas ausgedrückt, was sich aus der eben genannten Auffassung als selbstverständlich ergibt; wenn es mehr bedeuten soll, schließt es unbegründete Hypothesen ein.

Wenn durch die genetische Konstitution der Haplophase entschieden wird, ob das haploide Individuum männlich oder weiblich ist (haplogenotypische Geschlechtsbestimmung), gilt mutatis mutandis dasselbe wie bei der diplogenotypischen Geschlechtsbestimmung. Der genetische Befund, daß Weibchen und Männchen sich durch einen monohybrid spaltenden Unterschied voneinander unterscheiden, kann nach dem sonst üblichen Verfahren dadurch gekennzeichnet werden, daß man für die Weibchen M^+, für die Männchen *M* schreibt.

II.

Auf experimentellem Weg, insbesondere durch Ausnützung der Polyploidie und Aneuploidie, ist es verschiedentlich gelungen, das Zahlenverhältnis zwischen X- und Y-Chromosomen, sowie zwischen Geschlechtschromosomen und Autosomen, zu verschieben. Solche Untersuchungen haben bekanntlich in einigen Fällen auch ermöglicht, zu prüfen, ob dem Y-Chromosom eine geschlechtsbestimmende Wirkung zukommt, allgemeiner ausgedrückt, ob beide Realisatoren eine Wirkung ausüben oder ob der eine Realisator eben nur das Fehlen des andern bedeutet. Bei *Drosophila* wurde bekanntlich festgestellt, daß die Geschlechtsausprägung lediglich vom Verhältnis der Zahl der X-Chromosomen zur Zahl der Autosomen (A) abhängt und daß das Y-Chromosom keine geschlechtsbestimmende Wirkung ausübt. Von Überweibchen ($\frac{X}{A}$ groß) über normale Weibchen und Intersexe zu normalen Männchen und Übermännchen ($\frac{X}{A}$ klein) gibt es zahlreiche Übergänge, entsprechend dem Verhältnis $\frac{X}{A}$. Bei *Melandrium album* und bei *Acnida* wurde neuerdings festgestellt, daß (4 A + 4 X)-Pflanzen wie normale (2 A + 2X)-Pflanzen

weiblich sind (wie zu erwarten war), entsprechend (4 A + 2 X + 2 Y)-Pflanzen wie normale (2 A + X + Y)-Pflanzen männlich. (4 A + 3 X + Y)-Pflanzen, mit einem dazwischen liegenden $\frac{X}{A}$ - Verhältnis, waren aber nicht Zwitter, sondern ebenfalls rein männlich (WESTERGAARD, WARMKE und BLAKESLEE, MURRAY). Daraus darf aber nicht, wie dies von den Autoren geschehen ist, geschlossen werden, daß es hier für die Geschlechtsbestimmung nicht auf das Verhältnis $\frac{X}{A}$ ankommt und daß das Y-Chromosom hier einen geschlechtsbestimmenden Einfluß ausübt. Diese Frage ist danach nicht zu entscheiden. Der Befund zeigt nur, daß hier bezüglich der Geschlechtsausprägung ein scharfer Umschlagspunkt besteht, im Gegensatz zu *Drosophila*, wo das Phaen auf die stufenweise Abänderung des $\frac{X}{A}$-Verhältnisses stufenweise reagiert. Solche Unterschiede im Reagieren auf Abänderungen der inneren oder äußeren Bedingungen sind uns ja auch bei sonstigen Merkmalen geläufig. Unter der Annahme, daß das Verhältnis $\frac{X}{A}$ geschlechtsentscheidend ist, wäre eben anzunehmen, daß der Umschlagspunkt von weiblich zu männlich zwischen $\frac{X}{A} = 1$ und $\frac{X}{A} = \frac{3}{4}$ liegt. Ob das Y-Chromosom geschlechtsbestimmend wirkt, kann nur dadurch geprüft werden, daß Aneuploide verglichen werden, deren Genome sich allein durch den Besitz oder das Fehlen eines Y-Chromosoms unterscheiden. Einige in dieser Hinsicht bei *Melandrium* gemachte Ansätze haben noch zu keinem eindeutigen Ergebnis geführt.

III.

Die Tatsache, daß in genetischer Hinsicht für die genotypische Geschlechtsbestimmung so große Einheitlichkeit herrscht — unifaktorieller Homozygotie-Heterozygotie-Mechanismus bei Geschlechtsbestimmung in der Diplophase, unifaktorieller Unterschied bei Geschlechtsbestimmung in der Haplophase — ist insofern verständlich, als es eben überhaupt keinen anderen genetischen Mechanismus gibt, durch den das sich ständig in allen Generationen wiederholende Auftreten von zwei und nur zwei Sorten von Individuen, männlichen und weiblichen, erreicht werden könnte. Auf eine Einheitlichkeit des physiologischen Mechanismus der Geschlechtsbestimmung kann daraus aber nicht geschlossen werden.

Bei gewissen diözischen Algen und Pilzen mit haplogenotypischer Geschlechtsbestimmung hat sich zwischen weiblichen und männlichen Individuen ein dihybrider Unterschied feststellen lassen (HÜTTIG bei *Glomerella*, MOEWUS bei *Chlamydomonas* und GREIS bei *Sordaria*). Doch handelt es sich dabei stets um zwei eng gekoppelte Lokusse im selben Chromosom, so daß die überwiegende Mehrzahl der Induviduen der nächsten Generation wieder die beim weiblichen und beim männlichen Elter gegebenen Allelenkombinationen erhält. Bei *Chlamydomonas* sind die (selten auftretenden) Austauschtypen einhäusig bzw. nicht lebensfähig. Wir können diese Fälle auffassen als Beispiele noch nicht vollständig stabilisierter genotypischer Geschlechtsbestimmung. Durch Verhinderung des Austausches zwischen den beiden Lokussen würde die Stabilisierung eine vollständige werden, und der Geschlechtsbestimmung würde ein monohybrid spaltender Unterschied zugrunde liegen. Es liegt nahe, auf das Fehlen eines Austausches zwischen X- und Y-Chromosom oder wenigstens zwischen bestimmten Partien dieser Chromosomen hinzuweisen und sich zu fragen, ob sich dort die stabile genotypische Geschlechtsbestimmung vielleicht aus ursprünglich vorhandener Di- oder Polyhybridie durch Verlust der Austauschmöglichkeit entwickelt hat.

IV.

Auch die Tatsache, daß die Sexualität, d. h. die Herausbildung von zwei Sorten von Gameten und die Verschmelzung zweier verschiedener Gameten als Ausgangspunkt einer neuen Entwicklung, eine Erscheinung ist, die sich mit Ausnahme der Bakterien und Blaualgen bei allen Organismengruppen in prinzipieller Gleichheit findet, darf nicht dazu verführen, auch für die Geschlechtsbestimmung einen einheitlichen physiologischen Mechanismus anzunehmen. Im Fall der genotypischen Geschlechtsbestimmung heißt das, daß durch den unifaktoriellen Unterschied zwischen den beiden Geschlechtern keineswegs bei allen Arten ein gleicher primärer Unterschied ausgelöst zu werden braucht, oder mit anderen Worten, daß die Realisatoren auf der Grundlage des jeweiligen übrigen Idiotypus keineswegs bei allen Organismen die gleiche Wirkung auszuüben brauchen. Zu der Annahme gleichartiger Wirkungen der Realisatoren bei den verschiedenen Organismen berechtigt die Tatsache der Einheitlichkeit der sexuellen Erscheinungen keineswegs, und sie ist sogar von vornherein äußerst unwahrscheinlich. Es wird ja im allgemeinen durch den geschlechtsentscheidenden Unterschied nicht unmittelbar entschieden, ob ein Gamet weiblich oder männlich wird, d. h. diese Entscheidung wird nicht erst bei der Bildung der Gameten ge-

troffen, sondern weibliche Gameten entstehen im allgemeinen in weiblichen Organen und männliche Gameten in männlichen Organen. Die Entscheidung darüber, ob ein männliches Organ gebildet wird oder nicht und ob ein weibliches Organ gebildet wird oder nicht, kann aber an den verschiedensten Stellen getroffen werden, und diese Entscheidung braucht mit dem Wesen der Sexualität an sich, d. h. mit der Herausbildung der zweierlei Gametensorten, gar nichts zu tun zu haben und hat sicher mindestens in vielen Fällen auch nichts damit zu tun.

Unmittelbar bei der Bildung der Gameten wird die Entscheidung über das Geschlecht der Gameten nur bei manchen Thallophyten getroffen, z. B. bei *Chlamydomonas*. Und es ist nun besonders lehrreich, daß nach den Mitteilungen von Moewus sogar in diesem Fall gezeigt werden kann, wie verschiedenartige genetische Unterschiede für die Geschlechtsbestimmung verantwortlich werden können. Bei normal diözischen Rassen entscheiden Unterschiede in den gekoppelten Lokussen F und M darüber, ob die Gameten weiblich oder männlich werden. Diese Unterschiede in F und M bewirken Unterschiede in der Bildung von für die unterschiedliche sexuelle Reaktion verantwortlichen Stoffen, den Gamonen, durch die Gameten. Nun kann aber auch durch einen anderen genetischen Unterschied, einen Unterschied in einem Lokus t, entschieden werden, ob ein Klon weibliche und männliche Gameten in ungefähr gleicher Häufigkeit bildet, oder ob die Bildung der Gameten der einen Sorte zwar nicht vollständig, aber doch teilweise unterdrückt wird. Die Bildung der Gamone wird durch diesen Unterschied nicht beeinflußt, d. h. in einem vorwiegend weibliche Gameten bildenden Klon mit dem Allel t^m und in einem vorwiegend männliche Gameten bildenden Klon mit dem Allel t^f werden von den weiblichen Gameten dieselben Gamone gebildet wie in einem entsprechenden rein monözischen Klon mit dem Allel t^o. Dasselbe gilt für die männlichen Gameten. Es handelt sich also zweifellos um ganz verschiedenartige Wirkungsmechanismen dieser beiden genetischen Unterschiede. Wenn auch in diesem Fall keine völlige Unterdrückung der Bildung der Gameten des einen Geschlechtes erreicht wurde, ein monözischer Stamm also durch den Übergang von t^o zu t^m und zu t^f nicht zu einem rein diözischen, sondern nur zu einem subdiözischen wurde, so besteht doch keine Schwierigkeit, sich durch einen gleichartigen Einfluß auch die vollständige Unterdrückung der einen Gametensorte und damit den Übergang zur reinen Diözie vorzustellen.

Wir dürfen uns also unter den Realisatoren im genetischen Sinne, d. h. unter jenem Allelenpaar, durch das männliche und weibliche Individuen sich voneinander unterscheiden und durch das der Geschlechtsunterschied realisiert wird, nicht Gene mit einer bestimmten, das Geschlecht realisierenden Wirkung vorstellen, die anderen „Geschlechtsfaktoren" oder „Komplexen" gegenüberzustellen wären. Die verschiedenartigsten Erbeinheiten können dadurch, daß Allelenunterschiede für den betreffenden Lokus auftreten, die zu Unterschieden in der Bildung der Geschlechtsorgane oder der Gameten führen, zu „Realisatoren" werden. Durch welchen physiologischen Mechanismus und an welcher Stelle diese Allele in die Geschlechtsbestimmung eingreifen, spielt dabei keine Rolle.

V.

Das Wesen der Sexualität liegt in der Herausbildung von zwei Sorten von Gameten, die miteinander verschmelzen können und damit eine neue Entwicklung einleiten. Die Begriffe „weiblich" und „männlich" haben sich also in erster Linie auf diese beiden Sorten von Gameten zu beziehen. In erweitertem Sinne sind dann unter weiblichen bzw. männlichen Organen und Individuen solche zu verstehen, in oder auf denen weibliche bzw. männliche Gameten gebildet werden. In diesem strengen Sinne werden die Begriffe aber nur selten angewandt. Bei der Analyse der Geschlechtsbestimmung von *Chlamydomonas* ist tatsächlich immer ausschlaggebend, ob ein Gamet sich bei der Befruchtung als männlicher oder weiblicher bzw. als plus- oder minus-Gamet verhält. Bei höheren Organismen stellen wir aber zur Beurteilung des Geschlechts eines Individuums gar nicht fest, ob es überhaupt funktionsfähige Gameten bildet und wie sich diese bei der Befruchtung verhalten. Es genügt, daß eine Pflanze normal entwickelte Staubblätter ausbildet, um sie als männlich zu bezeichnen, normale Fruchtknoten, um sie weiblich zu nennen. Es ist vielleicht nicht unnötig, auf diesen Tatbestand hinzuweisen.

Wenn etwa bei *Drosophila* oder bei *Sphaerocarpus* festgestellt worden ist, daß das Y-Chromosom für die Geschlechtsbestimmung keine Bedeutung hat, daß also in diesen Fällen von einem Allel des Realisatorenpaares keine geschlechtsbestimmende Wirkung ausgeht, so ist damit nur gemeint, daß die Bildung der Geschlechtsorgane in ihrer für die beiden Geschlechter charakteristischen Gestalt, sowie die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale eben nicht vom Vorhandensein oder Fehlen des Y-Chromosoms beeinflußt wird.

Aber eigentliche, d. h. funktionsfähige, mit weiblichen Gameten sich vereinigende, männliche Gameten werden nur gebildet, wenn das Y-Chromosom vorhanden ist. Da bei *Drosophila* aber immer nur die Hälfte der von normalen XY-Tieren gebildeten Spermien das Y-Chromosom bekommt, ist für dieses Objekt außerdem gezeigt, daß das Y-Chromosom in einem der Spermienbildung vorausgehenden Stadium der Diplophase seine zur Funktionstüchtigkeit der Spermien notwendige Wirkung ausüben muß.

VI.

Wenn wir unter Realisatoren nur das den Geschlechtsunterschied verursachende Allelenpaar verstehen wollen, nicht aber bestimmte Erbeinheiten, die bei der Ausbildung der Geschlechtsorgane oder der Gameten bestimmte Wirkungen auszuüben hätten, so ist es nicht angängig, bei einhäusigen Organismen von Realisatoren zu sprechen. Es ist z. B. durchaus möglich, daß bei einer einhäusigen Art ein Allel homozygot vorliegt, das bei einer verwandten zweihäusigen den einen im einen Geschlecht homozygot vorliegenden Realisator darstellt.

Formelmäßig wäre das also so darzustellen:

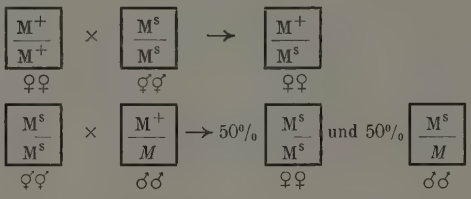
$$\text{♂♂} : \frac{M^+}{M^+} \; ; \; \text{♀♀} : \frac{M^+}{M^+} \; ; \; \text{♂♂} : \frac{M}{+}$$

Die Monözie der einen Art gegenüber der Eingeschlechtigkeit des homozygoten Geschlechts der andern Art muß dann natürlich auf Unterschieden in anderen Komponenten des Idiotypus beruhen. Bei der monözischen Art ist das fragliche Allel aber deshalb kein Realisator mehr, weil in der monözischen Art kein Geschlechtsunterschied vorliegt, den dieses Allel zu realisieren hätte. Dasselbe gilt, wenn die monözische Art sich von der diözischen durch den Besitz eines dritten Allels der Realisatoren der diözischen Art unterscheidet, wenn also, formelmäßig ausgedrückt, folgende Verhältnisse vorliegen:

$$\text{♂♂} : \frac{M^s}{M^s} : \text{♀♀} : \frac{M^+}{M^+} \; ; \; \text{♂♂} : \frac{M}{+} \; .$$

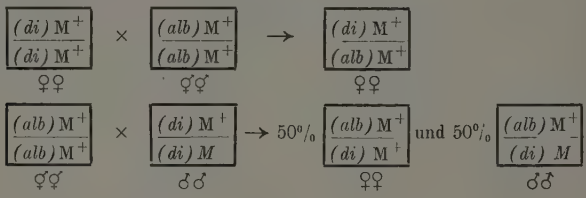
Die F_1-Analyse einer Kreuzung zwischen monözischen und diözischen Arten oder Rassen ermöglicht selbstverständlich noch keine Entscheidung darüber, ob der Unterschied zwischen der Monözie und der Diözie im zur Diskussion stehenden Fall auf dem Vorliegen eines dritten Allels des Realisatorenpaares oder auf andern Unter-

schieden des Idiotypus beruht. Die Ergebnisse der klassischen Untersuchungen von CORRENS an *Bryonia* können z. B. folgendermaßen gedeutet werden:



Dabei ist angenommen, daß der übrige Unterschied der Genome von *Bryonia alba* und *Bryonia dioica* für den Unterschied der Geschlechtsausprägung nicht von Bedeutung ist.

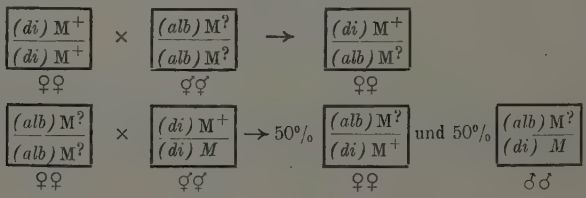
Aber auch folgende Deutung ist (neben anderen) möglich:



Dabei ist durch *(di)* und durch *(alb)* das gesamte Restgenom von *dioica* bzw. *alba* angedeutet und angenommen, daß nicht näher analysierte Unterschiede in diesen Restgenomen für Monözie bzw. Diözie verantwortlich sind.

Eventuelle Unterschiede einer nichtmendelnden Komponente des Idiotypus zwischen beiden Arten scheinen keinen Einfluß auf die Geschlechtsausprägung zu haben, da Pflanzen mit gleichem Genotyp keinen Unterschied zeigen, wenn *alba* und wenn *dioica* als mütterlicher Elter benützt wurde.

In allgemeiner Formel, die keine Hypothesen beinhaltet, müßten die beiden Kreuzungen so dargestellt werden:



Durch $M^?$ ist angedeutet, daß unbekannt ist, ob das in der monözischen Art anzunehmende Allel des Realisatorenpaares der diözischen Art mit einem der Realisatoren identisch ist oder nicht.

VII.

Genetische Unterschiede, die die Ausprägung von Merkmalen beeinflussen, die mit dem Geschlecht zusammenhängen, können aber nicht nur beim Vergleich der weiblichen und männlichen Individuen einer diözischen Art oder beim Vergleich monözischer mit diözischen Arten festgestellt und analysiert werden, sondern auch beim genetischen Vergleich, d. h. der Kreuzung verchiedener monözischer Arten. Nach den Untersuchungen von Oehlkers hat die normale monözische Ausprägung der *Streptocarpus*-Arten ein ganz bestimmtes Abgestimmtsein des Idiotypus zur Voraussetzung. Unterschiede des Idiotypus verschiedener Arten bewirken bei Kreuzungen als Folge der dabei auftretenden Neukombinationen Störungen in der normal-monözischen Geschlechtsausprägung. Es ließ sich ein das Geschlecht beeinflussender plasmatischer und ein ebensolcher genomatischer Unterschied feststellen. Den genomatischen Unterschied findet Oehlkers monohybrid spaltend. Wie wir bezüglich der Realisatoren bei diözischen Arten gesehen haben, daß die Realisatorenfunktion von den verschiedenen Erbeinheiten übernommen werden kann, so können sich selbstverständlich auch zwei monözische Arten bezüglich der verschiedensten geschlechtsbeeinflussenden Erbeinheiten unterscheiden.

Über eine röntgeninduzierte Mutation mit abweichendem Erbverhalten bei Oenothera Hookeri.

(Vorläufige Mitteilung)

Von **Hans Marquardt.**

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Mit 4 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Experimentell oder spontan erfolgende Mutationen werden heute im allgemeinen in die drei großen Gruppen der Genom-, Chromosomen- und unifaktoriell spaltenden Mutationen (KNAPP 1938) eingeteilt. Unter der letzten Gruppe, die gegen die Chromosomenmutationen nur unscharf abgesetzt ist, werden je nach dem Erbverhalten dominante und rezessive Mutationsschritte unterschieden, und bei pflanzlichen Objekten, wo eine Selbstung möglich ist, wird auf den heterozygoten Zustand folgend und dem Gruppen-Namen entsprechend eine Spaltung nach dem mutierten und normalen Phänotyp erwartet. Beim spontanen Mutationsprozeß sind jedoch erstmals von BAUR (1924) seltene rezessive Mutationen beobachtet worden, welche sich konstant vererbten und eine Spaltung vermissen ließen. Im folgenden werden wir einen ähnlichen Fall beschreiben, welcher unter kontrollierten Versuchsbedingungen in einem Röntgenversuch an *Oenothera Hookeri* mit der üblichen Versuchsanstellung (Bestäubung unbehandelter Blüten mit bestrahltem, reifem Pollen) aufgetreten ist.

Die vorläufige Deutung unserer Versuchsergebnisse wird uns dabei auf den Vorgang der Konversion bzw. auf konversionsähnliche Prozesse führen und damit auf ein Problem, welches bisher in diesem experimentellen Zusammenhang nicht erörtert wurde. Gerade den Nachweis eines möglichen Vorkommens dieses oder eines mindestens in seinem Effekt ähnlichen Ablaufs an *Oenothera Hookeri* halten wir insofern von einiger Bedeutung, als in den letzten Jahren durch RENNER (1938) und durch eine daran sich anschließende Erwiderung von OEHLKERS (1938) die Frage nach der Notwendigkeit des Konversionsbegriffes

zur Deutung genetischer Befunde an cruciaten Oenotheren erneut in den Vordergrund des Interesses gerückt ist und erst vor kurzem in zwei Veröffentlichungen Renners (Renner und Sensenhauer 1942, Renner 1942) wieder eine umfängliche Bearbeitung erfahren hat.

Material und Methode.

Von Pflanzen der *Oenothera Hookeri* aus den Kulturen von Herrn Prof. Oehlkers, für deren freundliche Überlassung auch an dieser Stelle herzlich gedankt sei, wurde im Jahre 1936 reifer Pollen mit der subletalen Dosis von 5500 r röntgenbestrahlt (Apparat der Firma Koch & Sterzel, Müller-Metallix-Röhre, 63 KV, 4 MA, ungefiltert, 20 cm Abstand, Dauer 30 Minuten in Fraktionen von 20 und 10 Minuten mit 20 Minuten Pause dazwischen). Unmittelbar nach der Bestrahlung erfolgte mit diesen Pollenkörnern die Bestäubung unbehandelter, vorher kastrierter Blüten.

Die Nachkommenschaftsgenerationen wurden in der bei *Oenothera* üblichen Weise aufgezogen. Zur zytologischen Untersuchung kamen Knospen geeigneter Stadien nach kurzer Vorfixierung (Alkohol 95%: Eisessig 2:1 etwa 30 sec.) in Bouin-Cleland und wurden nach Paraffineinbettung 20 μ dick geschnitten und mit Gentiana-Violett nach Oehlkers (1940) gefärbt. In anderen Fällen fixierten wir die Knospen im Alkohol 95% / Eisessiggemisch 2:1, wo sie bis zur Schnell-Verarbeitung als Essigsäure-Karmin-Quetschpräparate (Marquardt 1937) nach 1—2 Tagen verblieben.

Die Auszählung und Messung guter und schlechter Pollenkörner von Pflanzen verschiedener Nachkommenschaftsgenerationen erfolgte in Glycerin nach Fixierung in Alkohol 70% und Stärkefärbung mit Jodjodkali (Renner 1919). Die Pollengröße wurde durch Bestimmung der von Renner (l. c. S. 235) vorgeschlagenen „Lote von den Lappenscheiteln auf die gegenüberliegende Flanke des Mittelstücks" ermittelt. Da wir hierbei keine absoluten Werte, sondern nur relative anstrebten, erfolgte keine Umrechnung der Teilstrich-Maße des Okularmikrometers in μ (Optik Seibert binokulares Stativ, Winkel-Fluorit-Trockensystem 4,5 mm, Okular 12,5 mit Mikrometereinsatz in einem der Okulare).

Der Blattindex wurde als Quotient aus Blattlänge durch Blattbreite nach Mittelwertsbildung aus den Maßen der Blätter von Haupt- und Nebensprossen in 60 bzw. 70 cm Höhe über dem Boden errechnet; in beiden Zonen haben wir durchschnittlich je 3—4 Blätter vermessen. Die Größenverhältnisse der Petalen sind als Quotient der maximalen Länge durch die größte Breite ermittelt worden (Oehlkers 1930, Siebs 1941).

Ergebnisse.

a) Die F_1-Pflanze.

Von insgesamt 35 Kapseln aus den Bestäubungen mit bestrahlten Pollen keimten allein 34 Pflanzen aus, von den 2 in den ersten 4 Wochen nach der Keimung starben; die verbleibenden 32 Individuen kamen sämtlich zur Blüte[1]). Unter ihnen befand sich ein Exemplar, welches schon im Rosettenstadium deutlich von der reinen *Oenothera Hookeri* und allen anderen Rosettentypen der Röntgen-F_1-Aufzuchten verschieden war. Die Blätter zeichneten sich durch eine besondere Größe aus, so daß die ganze Rosette ansehnlicher erschien, ferner durch eine deutliche Gewelltheit wechselnden Grades, eine Eigenschaft, welche in allen systematischen Beschreibungen (vgl. DAVIS 1934) für die *Hookeri* ausdrücklich ausgeschlossen wird. Auch nach dem Schießen behielt der Abweicher größere Blätter, vor allem in den bodennahen Partien, während sich die Differenz gegenüber der Norm etwas in der infloreszenznahen Region verwischte. Die Vergrößerung dieses Organs erfolgte dabei so, daß in dieser Zone am Sproß der Blattindex, d. h. das Verhältnis von Länge zu Breite keine Veränderung erfuhr (vgl. Tab. 1). Weitere Differenzen lagen vor dem Beginn der Blüte in einer größeren Sproßdicke und einem rascheren Einsetzen seiner Färbung durch Anthocyan.

Tabelle 1. Die Maße der Mutante im Vergleich zur normalen *Oenothera Hookeri* aus den Bestrahlungsversuchen.

	gemessene Pflanzen	Höhe von		Blattindex	Petalen		
		Hauptsproß in cm	Nebensproß in cm		Länge mm	Breite mm	Index
F_1 Aufzucht 1937 Normaltypen	15, 21 (19 Blüten)	96,7±1,2	85,7±1,7	4,17±0,2	35,3±0,4	38,3±0,7	0,92
F_1 Aufzucht 1938 Normaltypen	43, 0 (7 Blüten)	103,4±1,1	70,2±1,4	—	32,6±0,6	37,6±0,7	0,87
Mutante in der F_1 1937	1 (8 Blüten)	103	85	4,37	48,1±0,3	56,0±0,5	0,87

Mit der Ausbildung der Infloreszenz wurde bei gleicher Höhe des Abweichers mit der normalen *Hookeri* (Tab. 1) die Besonderheit dieser Pflanze weiter deutlich: Die Knospen legten sich in auffälliger Größe an, so daß die ganze Infloreszenz gedrungener und schopfiger erschien; die einzelne Knospe zeichnete sich durch eine leichte Torsion

1) Eine ausführliche Darstellung dieses Versuches und weiterer Bestrahlungsserien wird demnächst an anderer Stelle zum Druck gegeben werden.

der Sepalen aus (Abb. 1), deren Spitzen lang ausgezogen, spitz und etwas spreizend waren. Das Heranwachsen der Blütenknospen erfolgte offensichtlich schneller als bei der normalen Form, denn in verhältnismäßig geringem Abstand von der Spitze der Infloreszenz blühten die Knospen schon auf, und die kurz davor stehenden erreichten darum mit ihrer Spitze fast die Höhe der gesamten Infloreszenz. An die Stelle der schlanken Spitze der reinen *Hookeri* mit ihrer ausgedehnten Zone wachsender Knospen zwischen Infloreszenz und erster Blüte trat somit ein breit-pyramidaler Bau des Sproßendes. Der besonderen Knospengröße entsprechend zeigte die Pflanze ihre hervorstechendste Eigenart in der Blüte, die in allen Einzelteilen stark vergrößert erschien und, gegenüber etwa 31—35 mm Länge und 37—38 mm Breite der Normalform, Petalenmaße von etwa 48 bzw. 56 mm aufwies (Abb. 1 und 2),

Abb. 1. *Oenothera Hookeri*, F_3 der großblütigen Mutante.

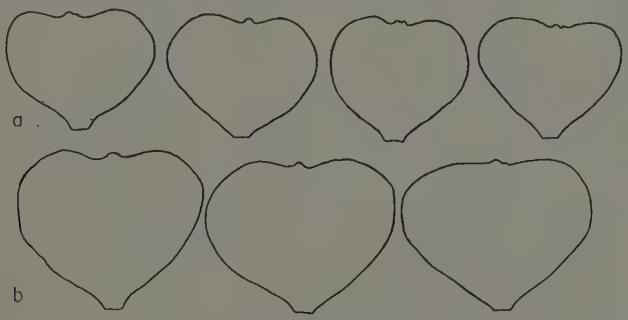


Abb. 2. a Petalenumrisse der *Oenothera Hookeri*. b Petalenumrisse der großblütigen Mutante in der Röntgen-F_1.

ohne daß das Verhältnis von Länge und Breite gegenüber der Normalform dabei eine Änderung erfahren hätte. In die Vergrößerung aller Blütenteile war auch der Fruchtknoten einbezogen, welcher sich nach

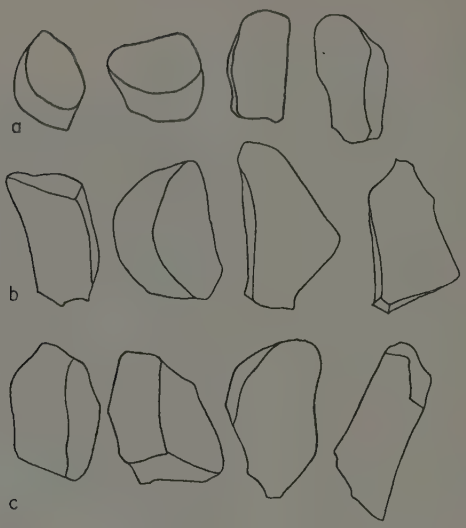


Abb. 3. a Samenumrisse der *Oenothera Hookeri*. b Samenumrisse der großblütigen Mutante in der Röntgen-F_1. c Dasselbe der F_4 der Mutante.

erfolgter Reifung um ein beträchtliches länger ausgebildet hatte und dazu durch mäßig breite, aber deutlich rote, längs verlaufende Streifung ausgezeichnet war; ebenso verhielt sich die Samengröße (Abb. 3).

So schienen alle die aufgewiesenen Unterschiede, welche im wesentlichen aus Organvergrößerungen neben wenigen, neuen Eigenschaften bestanden, auf eine Genom-Mutation — Polyploidie — hinzuweisen. Tatsächlich ergab aber die zytologische Untersuchung der Meiosis die normale Chromosomenzahl 14; eine in dem bestrahlten männlichen Genom abgelaufene Translokation zwischen zwei Chromosomen manifestierte sich dabei als Vierer-Ring neben 5 normal

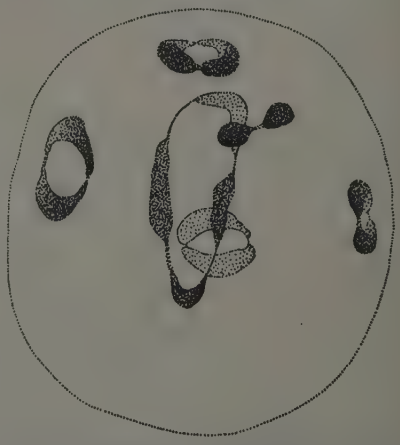


Abb. 4. Diakinese der großblütigen Mutante in der Röntgen-F_1. Gentianaviolett-Präparat.

paarenden Bivalenten (Abb. 4). In den Ring einbezogen war dabei mit Sicherheit ein Chromosomenpaar der größten Größenklasse und wahrscheinlich ein solches der mittleren, doch konnten wir nicht ganz sicher entscheiden, ob es sich nicht um eines der kleinen Bivalente handelte. Der Bindungszustand der Chromosomen in der Diakinese war mit 1,6% geöffneter Bindungen (Anzahl geöffneter Bindungen bezogen auf die Gesamtzahl der möglichen, Tab. 2) gegenüber der Normalform mit durchschnittlich 0,6—0,8% (Oehlkers 1937, Marquardt 1937) verhältnismäßig wenig erhöht, so daß eine stärkere Rückwirkung der sichtbaren und eventuell der unsichtbar bleibenden Umbauten im bestrahlten Genom auf die Chiasmafrequenz der untersuchten Heterozygote wohl ausgeschlossen werden kann. Das Verhalten des Vierer-Ringes in Metaphase und Anaphase entsprach in allen Einzelheiten dem der phylogenetisch alten Ringe, indem praktisch ausnahmslos die Zickzack-Einordnung hergestellt wurde, aus der heraus die aufeinander folgenden Chromosomen zu entgegengesetzten Polen wanderten.

Tabelle 2. Die Endbindungen der Chromosomen in der Diakinese der Mutante.

Anzahl der Zellen mit geöffneten Bindungen				Gesamtzahl der Zellen	% geöffnete Bindungen
3	2	1	0		
0	3	15	82	100	1,6

Da weder an dieser Stelle eine Ursache zu einer Sterilität vorlag noch im Laufe der anschließenden Entwicklungsabläufe Abnormitäten auftraten, betrug der Prozentsatz fertiler Pollen zwischen 93—95%, was praktisch dem Normalwert entsprach. Der Pollen selbst war streng einförmig und von gewohnter Gestalt; seine Größenmaße betrugen $34{,}5 \pm 0{,}2$ Teilstriche bei 100 vermessenen Körnern (vgl. Material und Methode), ein Wert, welcher sich innerhalb des Streuungsbereichs von 16 vermessenen F_1-Pflanzen normaler Pollenfertilität mit $33{,}8 \pm 0{,}3$ befindet. — Ebenso wie im Pollen trat auch bei der Samenanlagen-Entwicklung und im Samenansatz kein Ausfall auf, da weder die Zahl der Samen eines Fruchtknotens herabgesetzt war noch „Pulver" sich nachweisen ließ.

b) Die Folgegenerationen.

Nach den Erfahrungen aller Röntgenbestrahlungen dieser Versuchsanordnung wären für die Folgegeneration der abweichenden Pflanze zwei Verhaltensweisen zu erwarten gewesen, entweder ein ausschließliches Auftreten von Nachkommen des normalen Phänotyps oder ein

Aufspalten von großblütig[1]) zu normalblütig im Verhältnis von 3 : 1. Im ersten Falle hätten wir es dann mit einem lediglich phänotypischen Abweicher zu tun gehabt, wie sie in den Röntgen-F_1-Generationen aufzutreten pflegen und auch in unseren Versuchen mit hohen Dosen recht häufig sind, im zweiten Falle dagegen mit einer dominanten, unifaktoriell spaltenden Mutation ausgesprochen pleiotroper Natur. Tatsächlich fand sich aber weder die eine noch die andere Möglichkeit verwirklicht, denn in der Aufzucht einer Selbstung des Abweichers unterblieb jede Aufspaltung, und normalblütige Formen traten nicht mehr auf.

Nachdem wir in der Aufzucht von 1938; C 36 unter 50 pikierten Nachkommenschaftspflanzen, ohne Einzel-Feststellungen zu treffen, lediglich großblütige Formen bemerkten, erhielten wir in den beiden folgenden Jahren folgende Ergebnisse:

1939; D 98: Pikiert 60 Pflanzen, im Pikierkasten tot 5, im Freiland tot 11. Blühend alle lebenden 44 Pflanzen, davon 43 groß blühend, 1 etwas kleiner und im Blatt Hookeri-ähnlich, doch noch immer größer als normal. 19 der Pflanzen Spätentwickler.

1940; E 43: Pikiert 20 Pflanzen, im Pikierkasten tot 5, im Freiland tot 2. Blühend alle lebenden 13 Pflanzen. Alle großblütig, darunter 1 besonders gewelltblättrig, 2 weniger gewellt, doch noch stärker als die übrigen. 5 Spätentwickler.

Der wesentlichste Befund liegt somit in dem erneuten Auftreten der Großblütigkeit, Großblättrigkeit und Großfrüchtigkeit und damit in dem Nachweis, daß die beschriebene abweichende Pflanze tatsächlich auf mutativem Wege entstanden zu denken ist. Eine Besonderheit bedeutet das Fehlen der erwarteten reinen *Hookeri*-Formen, denen allein in der Aufzucht von 1939 ein einzelnes Individuum gleicht, ohne jedoch ganz die für *Hookeri* charakteristischen Maße der Organe zu erreichen. Erwähnt zu werden verdient weiterhin der verhältnismäßig hohe Ausfall von heranwachsenden Pflanzen in Pikierkasten und Feld, der zwar bei einer Reihe von F_2 Aufzuchten unserer Röntgenversuche auftritt, in den zwei verschiedenen Jahren jedoch auffällig konstant bleibt: bei unseren Zahlen liegt mit $\chi^2 = 0{,}487$ eine Homogenität von $P = 0{,}5$ vor. Auch die Anzahl der Spätentwickler beider Jahre entspricht sich mit $P = 0{,}8$ gut.

Die an einem einzigen Tag vorgenommene Messung von 12 Blüten 12 verschiedener Pflanzen der Aufzucht von 1938 ergab gegenüber den Maßen des Röntgenabweichers, die über etwa 3 Wochen hin bestimmt wurden, etwas geringere Länge und Breite bei einem normalen Index (Tab. 3). Diese Werte sind dabei statistisch different sowohl gegenüber den Blüten

1) Wenn wir im folgenden nur noch von „großblütig" als Eigenschaft der Mutante sprechen, so meinen wir damit stets die Gesamtheit der beschriebenen abweichenden Eigenschaften und benützen diesen Begriff als pars pro toto.

der normalen *Hookeri* wie derjenigen des Abweichers; ihre Streuung ist dagegen nur wenig größer als die der geselbsteten Einzelpflanze, so daß sich ein Zustandekommen dieses Wertes als Mittel aus Blüten mit *Hookeri*- bzw. Abweicher-Maßen nicht annehmen läßt. Tatsächlich erreicht auch keine der vermessenen Blüten die Kleinheit der *Hookeri* bzw. die volle Größe des Abweichers. Die Aufzucht von 1939 mit freilich nur 3 genau vermessenen Blüten bietet im Grunde dasselbe Bild. Die Verschiebung des Längenwertes bei einem mit 1938 gleichgebliebenen Breitenwert und damit die Erhöhung des Index aus Länge durch Breite halten wir durch die Auswahl der 3 Blüten für zufällig bedingt (Tab. 3). In beiden Fällen war der Pollenzustand der Norm entsprechend, ebenso Samenansatz und Reifung.

Tabelle 3. Die Petalenmaße der Folgegenerationen der Mutante.

Generation	Zahl der gemessenen Blüten	Länge mm	Breite mm	Index
Die Mutante (vgl. Tab. 1)	8	48,1 ± 0,3	56,0 ± 0,7	0,87
F_1 1938	12	43,5 ± 0,6	49,0 ± 1,1	0,89
1939	3	47,0	48,5	0,97
F_3 1940	4	49,8 ± 1,1	56,0 ± 0,1	0,89

Aus der Aufzucht von 1938 haben wir eine Pflanze zur Selbstung herausgegriffen, deren Petalengröße zu diesem Zeitpunkt am Hauptstoß 43,5 mm Länge und 45,8 mm Breite betrug und welche sich mit 7 Bivalenten in der Meiosis versehen erwies. Ferner zogen wir die Nachkommen der als besonders gewelltblättrig protokollierten Pflanze der Aufzucht von 1940 heran, um zu prüfen, ob der in der F_1 aufgetretenen Verstärkung einer bereits bei der abweichenden Pflanze vorhandenen Eigenschaft eine genetische Grundlage zukommt. Schließlich zogen wir noch zwei weitere Folge-Generationen auf und erhielten insgesamt die folgenden Ergebnisse.

1. F_2 der Mutante: 1939; D 86 (C 36, Pfl. 4 × selbst): 20 Pflanzen pikiert. Tot im Kasten 6, im Freiland tot 0. Ausgepflanzt 13. Alle 13 Pflanzen zum Blühen gekommen und großblütig. — 1940; E 59 (C 36 Pfl. 4 × selbst) 22 Pflanzen pikiert. Tot im Kasten 0, im Freiland tot 1. Alle 21 Pflanzen einheitlich großblütig blühend. — 1941; F 5 (E 43, gewelltblättrige Form × 5 selbst) 10 Pflanzen blühend, gegenüber D 86 und E 59 nicht stärker gewelltblättrig; einheitlich großblütig.

2. F_3 der Mutante: 1940; E 29 (D 86 × selbst) 20 Pflanzen pikiert, tot im Pikierkasten 5, im Freiland tot 3. Alle 12 Pflanzen blühend, einheitlich großblütig,

Gewelltblättrigkeit etwas deutlicher. 1941; F 3 (D 86 × selbst) 8 Pflanzen ausgepflanzt und blühend, alle großblütig, darunter 2 stärker gewelltblättrig.

3. F_4 der Mutante: 1941; F 1 (E 29 Pfl. 1 ×'s) 10 Pflanzen ausgepflanzt und blühend, einheitlich großblütig. 1942; F 2 (E 29 Pfl. 2 × s) 10 Pflanzen ausgepflanzt und blühend, einheitlich großblütig, gegenüber F 1 etwas stärker gewelltblättrig.

Charakteristisch für die Generationen, die auf die nichtspaltende F_1 der Mutante folgen, ist erneut die Tatsache, daß alle die beschriebenen Eigenschaften sich weiter vererben. Dabei ist die in der F_1 etwas abgesunkene Blütengröße in den vermessenen Petalen der F_3 wieder auf den Wert der Ausgangsmutante selbst gestiegen (Tab. 3). Ob es sich hier um Zufälligkeiten in der Auswahl der Blüten, um phänotypische Schwankungen in der Ausprägung der Großblütigkeit handelt oder um eine bestehende Gesetzmäßigkeit, werden weitere Aufzuchten zu diesem besonderen Zwecke zu zeigen haben. Wir selbst sind heute geneigt, die erste Möglichkeit auszuschließen und die zweite in erster Linie in Betracht zu ziehen, da auch bezüglich des Blattzustandes offensichtlich nicht zu übersehende Schwankungen innerhalb und zwischen einzelnen Aufzuchten bestehen, welche — soweit sie geprüft sind — einer Selektion nicht zugänglich waren und damit nicht nachweisbar erblich verankert sind. An jeder zur Nachzucht verwendeten Pflanze der einzelnen Generationen untersuchten wir stets den Chromosomenzustand in der Diakinese; es handelte sich dabei durchweg um Formen mit 7 Bivalenten. Die Untersuchung der Pollenfertilität förderte gleichfalls ein normales Verhalten zutage, ebenso wie die systematische Durchmusterung der F_2 (D 86) und F_3 (F 3) hinsichtlich der Pollengestalt, die stets unverändert einförmig in allen Pflanzen war.

Als letzte Möglichkeit, um zu einem Verständnis des Verhaltens der Mutante zu kommen, prüften wir schließlich eine eventuelle Mitbeteiligung des Plasmas an dem Sonderverhalten der Mutante, indem wir dieselbe Pflanze ihrer F_1 mit der reinen *Hookeri* reziprok kreuzten, die wir zur Nachzucht verwendeten:

1939; D 85 (C 36, Pfl. 4 × Hook.) 20 Pflanzen pikiert. Im Pikierkasten tot 7, im Freiland tot 0. 13 Pflanzen blühend. Erscheinungsbild einheitlich großblütig, großfrüchtig, großblättrig. 1939; D 87 (Hookeri selbst × C 36, Pfl. 4) 17 Pflanzen pikiert. 17 Pflanzen blühend, einheitlich, D 85 vollständig entsprechend.

Wie zu erwarten, traten keine auffälligen reziproken Differenzen auf, so daß die Lokalisation des mutativen Prozesses ausschließlich im Zellkern als gesichert angesehen werden kann.

Die Deutung der Ergebnisse.

Die Weiterzucht einer in mehreren Eigenschaften von der reinen *Oenothera Hookeri* abweichenden Form, welche bei einer Bestäubung

unbehandelter Blüten mit röntgenbestrahltem Pollen auftrat, ergab in dem beschriebenen Falle eine klare erbliche Verankerung der im Abweicher beobachteten Merkmale. Wir haben daher zunächst den Versuch zu unternehmen, die mehrere Eigenschaften gleichzeitig betreffende, dominante Mutation in eine der bestehenden Gruppen der Mutationen einzuordnen. Die chromosale Analyse — soweit sie bei *Oenothera* ohne Möglichkeit einer Pachytän-Untersuchung heute durchführbar ist — schließt dabei mit der Feststellung der normalen Chromosomenzahl die Deutung als Genom-Mutation völlig aus, so sehr der Phänotyp dieser Mutante in diese Richtung zu weisen scheint. Eine Interpretation als Chromosomenmutation ist allein auf Grund des Zustandes der Ausgangspflanze nicht von der Hand zu weisen, denn trotz aller Ungunst des Materials in zytologischer Hinsicht ist gerade hier eine Translokation in dem bestrahlten Genom aufgefunden. Sofern nun wirklich ein unmittelbarer Zusammenhang dieses chromosomalen Umbaus mit dem mutierten Phänotyp bestünde, müßte in der Folgegeneration, welche wir als F_1 bezeichnet haben, eine derartige Spaltung nach Chromosomenkonfiguration und Großblütigkeit eintreten, daß 75% der Pflanzen großblütig wären und unter ihnen 2 Teile einen Viererring und 1 Teil Bivalente führte; die abweichenden Formen mit Bivalenten müßten dann nach Rückkreuzung mit der normalen *Hookeri* einen Viererring ergeben. Die restlichen 25% der F_1 sollten als reine *Hookeri* erscheinen, dementsprechend mit 7 Bivalenten versehen sein und bei Kreuzung mit der reinen *Hookeri* wieder Bivalente formieren.

Tatsächlich ist aber diese Entscheidung, ob die mutativen Eigenschaften mit der beobachteten Translokation in Zusammenhang stehen oder ob es sich dabei um eine „unifaktoriell spaltende Mutation" (Knapp 1938) ohne sofort nachweisbare Beziehung zu einer chromosomalen Abänderung handelt, nicht einfach zu fällen, da in der fraglichen Generation die erwartete 3:1 Spaltung fehlt, und wir leider den zytologischen Zustand der F_2-Pflanzen noch nicht umfänglich genug geprüft haben. So führt uns die nicht vollständig beantwortete erste Frage nach der Natur des abgelaufenen Mutationsprozesses im bestrahlten Genom zu der neuen nach der möglichen Ursache des abweichenden Erbverhaltens der Mutante weiter. Auf Grund des bis heute vorliegenden experimentellen Materials sehen wir vorläufig zwei Deutungsmöglichkeiten:

Zunächst ist — und dies stellt die Grundlage aller Interpretationsversuche dar — in dem bestrahlten Genom ein Mutationsschritt erfolgt, der entweder in submikroskopischen Dimensionen ein Allel eines Locus (Knapp 1941) oder ein größeres Chrosomensegment veränderte bzw.

umordnete, und welcher nach Vereinigung mit dem normalen Genom den Phaenotypus der Heterozygote nach der Art eines dominanten und polyphaenen „Gens" prägte. Die eine Auffassung bedient sich zunächst zweier von RENNER (1943) neu definierter Begriffe, der Valenz von Allelen, worunter die Dominanz-Rezessivitäts-Beziehungen zwischen ihnen verstanden wird, und der Potenz, womit die mögliche Fähigkeit eines Allels ausgedrückt wird, sein homologes dem eigenen Zustand durch einen Konversionsschritt anzugleichen. Betrachten wir fürs erste einmal den Mutationsschritt als nicht chromosomal bedingt, so hätten wir es in unserem Falle mit einem mutierten Allel eines Locus zu tun, das gegenüber dem normalen prävalent ist und gleichzeitig eine auffällig starke phaenotrope Tendenz besitzt, denn es wirkt sich außer auf die Blütengröße ja noch auf eine ganze Reihe von Eigenschaften der verschiedenen Organe in gut faßbarem Umfang aus.

Mit dieser Praevalenz und starken Phaenotropie im Sinne einer möglichst umfänglichen Neuprägung des Phaenotyps ist jedoch die in dem experimentell abgeänderten Allel gelegene Aktivität noch nicht erschöpft. Es besitzt auch eine höhere Potenzstufe gegenüber dem normalen Allel, und als Folge dieses Zustands erfolgte dann die Konversion des Normal-Allels in den mutierten Zustand. Ob diese höhere Potenzstufe dabei zeitlich beschränkt unmittelbar nur nach dem Ablauf des induzierten Mutationsschritts vorliegt oder eine bleibende Eigenschaft des Allels darstellt, läßt sich erst nach Durchführung einer bereits in Angriff genommenen Kreuzungsanalyse entscheiden.

Im Falle einer chromosomalen Natur des ausgelösten Mutationsschritts — wir haben ja eine Translokation in der Heterozygote nachgewiesen — ist die im wesentlichen auf RENNERS Begriffe sich stützende Auffassung nur wenig zu modifizieren: wir haben es dann nicht mit einer Veränderung an einem räumlich doch praktisch punktförmig zu denkenden Locus eines Chromosoms zu tun, sondern mit einer mikroskopisch aufweisbaren Änderung oder Umordnung eines umfangreicheren Chromosomensegments, und diese Mutation entfaltet die phaenische Wirkung eines Allels, das diesem Segment in irgend einer Weise zugeordnet ist. Die mit der Mutation ausgelöste Potenzsteigerung äußert sich dann wohl in der hergestellten Heterozygote derartig, daß die analoge chromosomale Abänderung an derselben Stelle auch im unbehandelten Genom eintritt und dementsprechend in der Folgegeneration von ihr dieselbe phaenische Wirkung ausgeht wie von der ursprünglich induzierten Chromosomenmutation. In diesem Falle wird dann freilich der Nachweis einer erfolgten Chromosomenmutation durch eine zytolo-

gisch beobachtbare Paarungsbesonderheit in der Heterozygote nicht gelingen, da ja durch die Konversion auch eine Homozygotie des Chromosomenzustandes hergestellt wird. Mit dieser Feststellung dürfte dann kein Zusammenhang mehr gesehen werden zwischen der beschriebenen Genetik unserer Mutante und der nachgewiesenen Translokation, die sich gerade durch die Heterozygotie der Chromosomensätze als Viererring manifestieren kann. Unsere eingangs gestellte Frage nach einer Beziehung zwischen Translokation und phaenotypisch sichtbarer Mutation hätte damit auf indirektem Wege eine verneinende Antwort gefunden.

Während dieser erste Deutungsversuch allein die Haupttatsache des Ausbleibens einer Spaltung heranzieht, berücksichtigt der zweite mehr Einzelheiten unserer Beobachtungen, nämlich einmal die Tatsache einer verhältnismäßig hohen Zahl absterbender Pflanzen aus der Selbstung der abweichenden Form und zum andern das Vorhandensein eines weitgehend der *Hookeri* genäherten Phänotyps einer Einzelpflanze in der 60 pikierte Pflanzen umfassenden F_1-Aufzucht von 1939 D 98. Nach dieser Interpretation ist an sich die erwartete Spaltung nach mutiert und normal im Verhältnis von 3 : 1 vorhanden, jedoch durch einen Rezessivenausfall verdeckt. Da keine tauben Samen in ausreichendem Maße nachweisbar sind, erfolgt der Ausfall dieser Formen im Laufe der Entwicklung der Pflanzen, und so begegnen uns die „Normalen" als Tote im Pikierkasten oder auf dem Feld, wenn nicht ausnahmsweise ein einzelnes Individuum zur Blüte kommt, wie in der erwähnten Aufzucht. Tatsächlich stehen die Toten zu den großblütigen lebend bleibenden Pflanzen in dem erwarteten Verhältnis von 3 : 1, das sich übereinstimmend in den beiden Aufzuchten derselben Selbstung aufweisen läßt (Tab. 4).

Tabelle 4. Die Anzahl absterbender Pflanzen in den F_1-Aufzuchten der Mutante.

F_1-Aufzucht		groß-blütig	tot (u. *Hookeri*-ähnlich)	insgesamt	P
D 98	beobachtet	43	17	60	0,5—0,6
	erwartet	45	15		
E 43	beobachtet	13	7	20	0,3
	erwartet	15	5		

Ein klarer Beweis hierfür ließe sich durch die bis jetzt noch nicht in ausreichendem Umfang unternommene Weiterzucht geselbsteter, großblütiger Pflanzen erbringen, bei der in zwei Teilen der Nachkommenschaften dieselbe Spaltung nach lebend und tot eintreten müßte, während ein Teil der Selbstungen sich normal verhielte. Unsere bis-

herigen, genau protokollierten Selbstungen von nur 2 Pflanzen stehen nicht im Widerspruch mit dieser Erwartung, denn in einem Falle (1939 D 86) sind unter 20 pikierten Pflanzen 6 tote aufgetreten, im andern Falle (1940 E 59) dagegen unter 22 pikierten Individuen nur 1 tote Pflanze.

Vorausgesetzt nun, daß dieser beobachtete Ausfall eines Teiles der Nachkommenschaft auf dem Wege der Entwicklung zwischen Keimling und Rosettenzustand zahlenmäßig tatsächlich so konstant ist, wie es in unseren beiden Aufzuchten den Anschein hat, und vorausgesetzt, daß die sterbenden Pflanzen wirklich auch alle die fehlenden Normalpflanzen sind, wäre dieser Rezessivenausfall nur so zu verstehen, daß unter dem Einfluß eines mutierten Locus oder eines mutierten Chromosoms auch im unbehandelten Genom Veränderungen ausgelöst würden, diesmal aber nicht in einer, zu einem identischen Phänotyp führenden, spezifischen Weise, sondern unspezifisch derartig, daß die erfolgte Umprägung als Letalität bzw. Subletalität im homozygoten Zustand manifest würde. — Die Tatsache eines gerade in den Nachkommenschaften aus Pflanzen von Röntgenversuchen oft erheblichen Ausfalls durch lebensuntüchtige Keimlinge, welcher leicht derartige, reine Spaltungszahlen vortäuschen kann, und zum andern die Möglichkeit, daß die beobachteten Toten auf andere, mit der Bestrahlung im Zusammenhang stehende Ursachen zurückgehen, läßt uns heute diese zweite Interpretation nur mit Vorbehalten und eigentlich mehr der Vollständigkeit halber vorbringen. Wir werden daher in einer in Angriff genommenen neuen Aufzucht der F_1 und ihrer Selbstungen an größerem Material wiederum die Frage prüfen und gleichzeitig durch eine zytologische Untersuchung dieser Generation dem weiteren Schicksal der Translokation nachzugehen versuchen. Schließlich bleibt auch hier die nur im experimentellen Teil erwähnte, nach unserer Meinung aber noch nicht sicher genug geklärte Schwankung der Petalengröße in verschiedenen Generationen erneut zu untersuchen. Damit hoffen wir dann alles Material zusammengetragen zu haben, um möglicherweise eine Entscheidung zwischen den genannten, heute so ungleich zu bewertenden Deutungen herbeizuführen, welche unsere Kenntnisse von dem Mutationsvorgang und seinen Folgen vielleicht etwas zu erweitern vermögen.

Zusammenfassung.

1. Es wird eine Mutante beschrieben, welche auf Grund dominant sich manifestierender, röntgeninduzierter Änderungen im Genom bereits in der Heterozygote aus bestrahltem Pollen und unbehandelten Eizellen auftrat. Sie besitzt in der Meiosis einen Viererring als Folge einer

Translokation, der sich in Meta- und Anaphase wie die phylogenetisch alten Ringe verhält.

2. Die Selbstung der Mutante (F_1) zeigt nicht die erwartete 3:1 Spaltung nach mutiert bzw. normal, sondern erhält nur mutierte Pflanzen. Die Weiterzüchtung bis zur F_4 ergibt keine weiteren Besonderheiten, die Rückkreuzung mit der reinen *Hookeri* und reziprok führt zu einheitlich mutiert erscheinenden Nachkommen.

3. Die Versuchsergebnisse werden vorläufig nach zwei Richtungen gedeutet: entweder liegt ein somatischer Konversionsvorgang vom rezessiven, normalen Zustand zum dominanten mutierten vor, oder — was heute unwahrscheinlicher ist — die Spaltung ist durch einen Rezessivenausfall der Normalen verschleiert, welcher durch eine unspezifische Wirkung des mutierten Allels auf das unbehandelte Genom zustande kam.

Literaturverzeichnis.

Baur, E., Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei Antirrhinum majus. Bibl. genetica **4,** 1—170 (1924). — Davis, B. M., What is Oenothera Hookeri? Proc. Am. Phil. Soc. **74,** 245—251 (1934). — Knapp, E., Die Mutation. Handbuch d. Pflanzenzüchtg. Bd. 1, 173—199 (1938). — Ders., Die Bezeichnung der „Gene" an Antirrhinum majus, nebst Bemerkungen zur genetischen Nomenklatur und Begriffsbildung. Z. f. ind. Abstl. **79,** 253—266 (1941). — Marquardt, H., Die Meiosis von Oenothera I. Z. f. Zellf. mikr. Anatom. **27,** 159—210 (1937). — Oehlkers, F., Studien zum Problem der Polymerie und des multiplen Allelomorphismus I. Z. f. Bot. **22,** 473—537 (1930). — Ders., Neue Versuche über zytologisch genetische Probleme (Physiologie der Meiosis). Biol. Zentralbl. **57,** 126—149 (1937). — Ders., Über die Erblichkeit des cruciata-Merkmals bei den Oenotheren. Eine Erwiderung. Z. f. ind. Abstl. **75,** 277—297 (1938). — Ders., Über die Chromosomenfärbungen mit Gentianaviolett. Z. f. Bot. **36,** 55—62 (1940). — Renner, O., Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. Z. f. Bot. **11,** 365—380 (1919). — Ders., Über Oenothera atrovirens Sh. et. Bartl. und über somatische Konversion im Erbgang des cruciata-Merkmals der Oenotheren. Z. f. ind. Abstl. **74,** 91—124 (1938). — Ders., Beiträge zur Kenntnis des cruciata-Merkmals der Oenotheren IV. Gigas-Bastarde. Labilität und Konversibilität der Cruciata-Gene. Z. f. ind. Abstl. **80,** 590—611 (1942). — Ders. und Sensenhauer, Versuche über den Erbgang des cruciata-Merkmals der Oenotheren III. Weitere Belege für somatische Konversion. Ebenda **80,** 570—589 (1942). — Siebs, W., Neue Beiträge zur Kenntnis der Erblichkeit des cruciata-Merkmals bei den Oenotheren. Z. f. ind. Abstl. **77,** 239—290 (1939).

Artkreuzungen bei Fragaria III.

Die vesca-Bastarde (1. Teil).

Von **Elisabeth Schiemann.**

Botanisches Museum Berlin-Dahlem.

Mit 19 Abbildungen im Text.

Im Jahre 1937 habe ich über eine erfolgreiche Kreuzung von *Fragaria elatior* (= *moschata*) × *collina* (= *viridis*)[1] — in 9 Sippenkombinationen — berichtet, bei welcher durch kombinierte Auto- und Allosyndese tetraploide Bastarde ($2n = 28$) entstehen, die bei großenteils normal verlaufender Reduktionsteilung gut fertil sind. Das Resultat entspricht dem von LILIENFELD in der Kombination *Fr. elatior* × *nipponica*. Da die verschiedene Kombination der elterlichen Chromosomen bei gleichbleibender Chromosomenzahl ab F_2 eine Population von größerer Variationsbreite ergibt, haben wir den entstandenen Bastard als neue Art bewertet und ihm einen eigenen Namen *Fr. elnipponica* bzw. *Fr. elaticollina* gegeben.

Die reziproke Kreuzung ist nur selten erfolgreich und hat bei LILIENFELD ebenso wie bei mir nur einen pentaploiden sterilen Bastard geliefert.

Weit schwerer gelingt die Kreuzung *Fr. vesca* × *moschata*, und zwar bisher noch nie mit *moschata* als Mutter. Mit *vesca* als Mutter ist — bei allen Untersuchern — stets ein Teil der Pflanzen rein *vesca* und diploid. Sie werden häufig als Versuchsfehler, ungewollte Bestäubung durch kriechende Insekten (Blattläuse oder Ohrwürmer) gedeutet. Es fehlen aber auch nicht Angaben, daß es sich um parthenogenetische Entwicklung handeln dürfte, obgleich der embryologische Beweis dafür bisher nicht erbracht worden ist. Die Art ihrer Entstehung muß deshalb offen bleiben (s. S. 190).

Es hatten 1937 in meinen Versuchen neben vielen erfolglosen Bestäubungen 4 Kreuzungen erwachsene Pflanzen gegeben, die hier in Tab. 1 mit seitherigen positiven und negativen Resultaten noch einmal zusammengestellt sind, und über die hier erstmalig genauer berichtet wird.

---

1) Nach den neuen Nomenklaturregeln ist zu setzen: *Fr. moschata* Duchesne anstatt *Fr. elatior* Ehrhardt, *Fr. viridis* Duchesne anstatt *Fr. collina* Ehrhardt.

Tabelle 1.

	Aussaat Nr.	Anzahl Ansatz	Nüßchen gekeimt	Anzahl erwachsener Pflanzen	Chromosomenzahl 2n	
	I. vesca × moschata ♂					
	1933	54	0	—	—	
	1935	120	0	—	—	
	1936	450	0	—	—	
	1937,59	35	0	—	—	
	1938 4 Krz.	865	0	—	—	
1.	1933,23	180	3	3	35	*Fr.* 1533, 1534, 1535
2.	1934,36	70	1	—	—	
3.	1934,37	170	9	9	—	alle = *vesca*-Mutter
4.	1935,41	100	16	15 { 13 / 2	14 / 35	alle = *vesca*-Mutter *Fr.* 1903, 1905
5.	1936,29	100	7	7		alle = *vesca*-Mutter
6.	1937,60	161	7	7 { 6 / 1		= *vesca*-Mutter *moschata*-ähnlich stirbt im 1. Winter, ohne geblüht zu haben
7.	1938,5	232	1	1	2n = 28	*Fr.* 2588
	II. moschata ♀ × *vesca*					
	1933—1935	850	0		—	
	1937,61	33	1	1	—	*moschata*-ähnlich, ausgewintert
	1938 5 Krz.	618	0		—	
	1942 4 Krz.	351	11	8	—	als junge Pflänzchen überwintert

Wie Tabelle 1 zeigt, haben die Kreuzungen der ganzen Jahre nur 6 Bastardpflanzen geliefert, von denen die ersten 5 pentaploid sind. Die 1937 Fig. 5g dargestellte Wurzelspitze mit 105 Chromosomen hat sich als anormal (somatische Mutation) herausgestellt; weitere Prüfungen der Pflanze *Fr.* 1533 ergaben stets 35 Chromosomen; das entspricht auch ihrem Aussehen, das mit dem von *Fr.* 1534 und *Fr.* 1535 weitgehend übereinstimmt (Abb. 1).

Abb. 1. Die pentaploiden *vesca* × *moschata*-Bastarde *Fr.* 1533 u. 1534.

I. Die pentaploiden vesca × moschata-Bastarde.

Fr. 1533, 1534 und 1535 rühren von einer Kreuzung der *vesca*-Sippe 8 aus Straßburg mit dem *moschata*-Männchen der Sippe 806 aus Jena her, beide bezogen aus den Botanischen Gärten. Diese pentaploiden Bastarde müssen aus einem unreduzierten *vesca*-($2n = 14$) und einem reduzierten *moschata*-($2n = 21$) Gameten hervorgegangen sein. Dem doppelten *vesca*- gegenüber 3 *moschata*-Siebenersätzen entspricht die intermediäre Ausbildung der Bastarde. Habitus und Größenmaße (außer den Blüten) sind als hexaploid-Typ zu bezeichnen, doch sind die Pflanzen viel gedrungener, steifer (Abb. 1). Besonders stark macht sich der

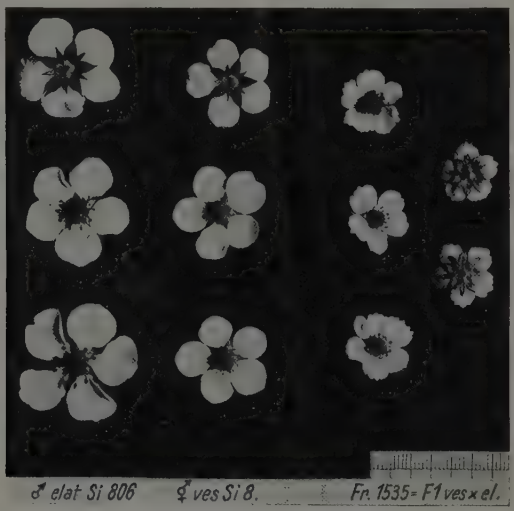


Abb. 2. Blüten des pentaploiden *vesca* × *moschata*-Bastardes *Fr.* 1535 und der Elternsippen.

Einschlag von *vesca* in der Blütenregion geltend. Infloreszenzen sind kräftig, ca. 14—16 cm hoch, steif aufrecht wie bei *vesca*, aber dickstielig, ziemlich stark gestaucht, dabei kräftig behaart wie bei *moschata*. Die Blüten sind kleiner als bei *vesca*, flach tellerförmig; die Petalen sind kurz genagelt, rundlich und berühren sich nicht (*vesca*), sofern sie nicht durch vermehrte Zahl gedrängt stehen (Abb. 2). Bei 1535 sind sie kräftig gezähnt, bei 1533 und 1534 abgerundet. Sie erinnern im Typus an die 1931 Fig. 28 von mir abgebildeten pentaploiden Bastarde aus Wald- × Gartenbeeren ($2n \times 8n$), wenn diploid Mutter ist. Der

Kelch steht mit kurzzipfligen breiten Kelchblättern beiden Eltern nahe. Postfloral ist die Blüte scharf nickend (*vesca*), der Kelch offen, flach ausgebreitet wie bei *vesca* und den *moschata*-Männchen; bei *moschata* ♀♀ ist er häufig zurückgeschlagen (Abb. 4).

Alle 3 Pflanzen wurden nach dem Aussehen der Blüten als Zwitter angesprochen, haben sich aber bezüglich der Ausbildung der Geschlechtsorgane und der Fertilität als sehr verschieden erwiesen.

Zum Verständnis des Nachstehenden muß an die folgenden, 1931 S. 62 ff. begründeten Tatsachen erinnert werden:

Bekanntlich bilden die diöcischen Erdbeeren morphologisch reine ♀♀ aus, deren kräftiger halbkugeliger Fruchtboden von einem Kranz deutlich zu Staminodien reduzierter, aber häufig ziemlich großer Antheren umgeben ist. Unter den ♂♂ aber sind 2 Typen zu unterscheiden, solche mit stark reduziertem Fruchtboden — reine ♂♂ — und solche, in denen der Fruchtboden zur Blütezeit voll entwickelt ist, aber auf diesem Stadium stehen bleibt, weil die Nüßchen nicht entwicklungsfähig sind; sie sind also morphologisch zwittrig, aber physiologisch männlich. Daneben gibt es auch echte Zwitter. Die Unterscheidung der beiden letzten Formen läßt sich — genügende Bestäubung vorausgesetzt — daher erst bei der Reife der Beeren durchführen. Der Fruchtboden der physiologischen ♂♂ schwillt nach beendeter Blüte häufig an und bringt es zur Entwicklung kleiner Scheinbeeren ohne oder mit ± entwickelten Nüßchen, die, auch die größeren, meist nicht keimfähig sind. Das ist auch von manchen Sippen von *Fr. moschata* bekannt.

Bei der fast völligen Sterilität der 3 Bastarde sind die Bestimmungen in unserm Fall mit einer gewissen Unsicherheit behaftet. Fr. 1533 und 1534 besitzen großenteils einen Kranz von 5 × 3 bis 4 gut ausgebildeten Antheren in der üblichen Anordnung, in der Größe intermediär zwischen den Eltern, von dunkel- bis orangegelber Farbe, mit kurzen steifen Filamenten; bei 1535 sind sie meist deutlich staminodial ausgebildet, der Antherenkreis daher weniger hoch als bei den beiden erstgenannten. Die Pflanze würde danach als ♀ zu deuten sein; doch wurden auch häufig Antheren vom Typ der Geschwister beobachtet; sie dehiszieren aber nicht; sie sind leer und werden dann bald braun, oft mit dunkelweinroten Filamenten, oder es scheinen bei Lupenbetrachtung verquollene Pollenmassen durch. Für Bestäubungs- und Selbstungsversuche mußte der Pollen daher erst mit der Pinzette herausgekratzt werden; er wurde z. T. mit Zuckerlösung aufgeschwemmt. In den „Staminodien" degeneriert das sporogene Gewebe frühzeitig; in den „Antheren" wird die

Reduktionsteilung noch durchgeführt (auch bei *Fr.* 1535); der Pollen degeneriert danach auf verschiedenem Stadium. Das Ergebnis sind freie Pollenkörner sehr verschiedener Größe mit verquollenen Membranen, gelegentlich noch im Tetradenverband (Abb. 3). Daß vereinzelte gut aussehende Körner mit dünner Membran — auch diese von sehr verschiedener Größe — funktionsfähig sein könnten, wurde aus der Nachkommenschaft geschlossen (siehe Abschn. IV).

Sehr häufig ist, sowohl an den Originalpflanzen, wie an späteren Klonpflanzen — aber nicht an allen Blüten — ein Antherenkreis petaloid ausgebildet, oft ganz vollständig, so daß eine kleine „Innenkorolle" entsteht, aus aufgerichteten, durch Reste des Filamentes gestielten, zierlichen weißen Blättchen. Postfloral färbt sich das Filament häufig und durchzieht die kleine oben eingekerbte Spreite als roter Nerv, so daß die Entstehung aus den 2 Theken deutlich wird. Auch die Krone persistiert häufig postfloral, wobei sie sich rosenrot färbt. Beide Eigenheiten kehren in F_2 wieder (Abb. 12).

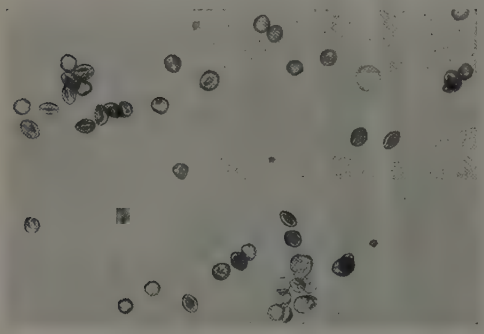


Abb. 3. Pollen von *Fr.* 1535 (pentaploid).

Der Fruchtboden von *Fr.* 1533 und 1534 ist gut entwickelt, von wechselnder Form und Größe, bald mehr breit und flach, bald mehr halbkugelförmig, so daß die Pflanzen zwittrig erscheinen; die Nüßchenanlagen entwickeln sich aber nicht weiter, der Fruchtboden färbt sich postfloral dunkelorange und vertrocknet. Die beiden Pflanzen sind also nach obigem physiologische ♂♂; sie sind aber pollensteril. Alle Einschluß-, künstlichen Bestäubungs- und Rückkreuzungsversuche verliefen negativ. Vereinzelte Nüßchen bei anschwellendem Fruchtknoten haben nicht gekeimt.

Fr. 1535 ist nach der Ausbildung der Antheren geschlechtlich labil, teils ♀, teils ♂ (Gynomonözisch). Der dunkelgelbe Fruchtboden ist breit und ziemlich flach. Obgleich die Antheren nicht dehiszieren, hat die Pflanze im Freien doch ziemlich reich angesetzt und vollsamige Früchte gebildet (Abb. 4) Die Nüßchen sitzen oberflächlich, wenn auch nicht so sehr wie bei *vesca*. Die Beere ist rundlich bis schwach konisch,

von der Größe der *moschata*-Beeren; es ist aber kein nüßchenfreier Hals ausgebildet, wie bei diesen. Durchschnittliche Größe: 12 × 12 mm breit, 14—18 mm lang. Das Fleisch ist fester wie bei *moschata;* der Duft sehr würzig, der Geschmack etwas fade. Die Beere ist also eine ausgesprochene Intermediärbildung mit Dominanz der *moschata*-Merkmale.

In allen übrigen Organen wie im Gesamthabitus sind die 3 Pflanzen weitgehend übereinstimmend: kräftige, gedrungene, stark belaubte Pflanzen von ziemlich hartem Laub; die Blättchen breit und rundlich, von beiden Eltern abweichend, sitzend und flach wie bei *vesca*, aber viel kräftiger. Die Zähnung ist sehr grob, die Zähne sind fast dreieckig (Abb. 8). Auffallend ist die fast blaugrüne, dunkle Färbung des Laubes von *Fr.* 1534.

Abb. 4. *Fr.* 1535, F_1 *vesca* × *moschata*; Fruchtansatz in Freilandkultur.

Seit 1938 etwa sind die Originalpflanzen und mit ihnen die Klone in der Wüchsigkeit stark zurückgegangen, fast verzwergt (mosaikkrank?), doch konnten durch Vermehrung aus den wenigst geschädigten Absenkern alle 3 noch in Klonen zum Vergleich mit der Nachkommenschaft gehalten werden und blühen jedes Jahr reichlich; *Fr.* 1535 hat aber seitdem nicht mehr getragen.

Selbstungs- und Bestäubungsversuche mit *Fr.* 1535 verliefen sehr verschiedenartig. Künstliche Bestäubung mit eigenem oder fremdem Pollen wirkte häufig als ± starker Entwicklungsanreiz (ebenso wie Befall mit Mehltau); die kleinen, verschieden weit entwickelten Beeren trugen jedoch nur wenige Nüßchen, so bei Rückkreuzung mit *vesca* und *moschata*. Sie haben bis auf 2 nicht gekeimt; die eine der hieraus gewonnenen beiden Pflanzen ist jung gestorben, die andere hat noch nicht geblüht. — Daneben steht nun 1) reichlicher Spontanansatz der Freilandpflanzen, vor allem der kräftigen Originalpflanze, jedoch so, daß ganze Infloreszenzen steril blieben; und 2) gelegentlicher Ansatz bei Isolierung im Gewächshaus, wo vereinzelte volle Beeren entstanden. Um den seltenen Bastard überhaupt weiter prüfen zu können, und weil die Kombination züchterisch von Interesse ist, wurden trotz der Unsicherheit über die Ursache des Ansatzes sowohl Aussaaten aus

Isolierung (Selbstung?, Parthenogenese?) als aus Spontanansatz (frei) gemacht. Und zwar ergaben

Tabelle 2.

aus Ansatz	1934	fr in 35,35 c	200 Samen	93 Pflanzen
	1935	s. in 36,4	11 Beeren; Sa nicht gezählt	98 „
	1934 u. 36	s. in 37,57	ca. 500 Samen	32 „
	1935	s. in 39,35	55 „	5 „
	1935	fr in 39,36	200 „	92 „

Mit Ausnahme der Aussaat 37,57, über die gesondert berichtet werden soll, haben alle Aussaaten, sowohl aus Spontanansatz als aus „Selbstung", das gleiche Bild ergeben: eine äußerst bunte Aufspaltung in die gleichen sehr gut charakterisierten Typen bezüglich Habitus, Laub, Infloreszenz, Blüte und Ansatzreiz (s. Abschnitt IV).

II. Die pentaploiden Bastarde Fr. 1903 und 1905 aus 35,41.

Die 2 in Tab. 1 unter 4 genannten, 1937 als *elatior*-ähnlich beschriebenen Pflanzen haben zweitjährig zuerst geblüht; sie sind unter sich weitgehend ähnlich, von den vorigen im Habitus stark abweichend, sehr viel mehr *moschata*-ähnlich als die vorgenannten, den *elaticollinae* viel näher stehend, beide rein ♂. Die *vesca*-Mutter ist eine kräftige selbststerile Sippe aus dem Oberharz, der *moschata*-Elter geht durch Kreuzung *Fr. moschata* ♀ × ♂ (*Fr.* 801 × 806) auf dieselbe Sippe zurück wie in der vorigen Serie. Die größere *moschata*-Ähnlichkeit liegt in dem lockereren Wuchs, weicheren großen Laub, größeren Blüten, die denen der ♂ *moschata*-Blüten fast gleichen, stark reduziertem Fruchtboden und großen vollen Antheren; diese dehiszieren gut und geben reichlich Pollen. Der Pollen, in vielen Antheren zu 100% schlecht, enthält in andern viel gut aussehende Körner, bei *Fr.* 1905 mehr als bei *Fr.* 1903; er gab bei Bestäubungen dementsprechend vereinzelt Ansatz. Hieraus sind eine Anzahl Rückkreuzungen auf *vesca* wie auf *moschata* gelungen, die z. T. in Kultur sind, aber noch nicht vollzählig geblüht haben.

Gezählt wurden beispielsweise bei *Fr.* 1905 i. J. 1940 von 500 Körnern: 288 Körner gut, groß, 16 gut, klein, 13 Riesen, gut aussehend, 183 schlecht; das sind nur 36,6% schlechte; bei *Fr.* 1903 i. J. 1939 von 500 Körnern dagegen: 83% schlechte; unter den 17% guten etwa die Hälfte Riesenkörner.

III. Der tetraploide F_1-Bastard Fr. 2588.

Der 6. Bastard *Fr.* 2588 ist die einzige Pflanze, die in 38,5 aus 232 Samen hervorgegangen ist. Er ist wiederum ein morphologisch zwittriges physiologisches Männchen, mit gut ausgebildetem Fruchtboden

und bis zu 100% gutem Pollen — durch 3 Beobachtungsjahre ohne den geringsten Ansatz. Die Pflanze erwies sich als tetraploid, mit 2n = 28 Chromosomen; sie besitzt also nur ein *vesca*-Genom gegenüber 3 *moschata*-Siebenersätzen (Abb. 5 a). Trotzdem ist sie stärker *vesca*-ähnlich als die beiden vorgenannten pentaploiden Bastarde *Fr.* 1903 und 1905 und im Aussehen den 3 erstbeschriebenen Pentaploiden *Fr.* 1533, 1534 u. 1535 sehr ähnlich.

Die *vesca*-Ähnlichkeit beruht wiederum auf der Form des Laubes; rundblättrig, Blättchen sitzend, bei stark vergrößerten Dimensionen; die Blätter sind dick, flach; die Rosetten dichtlaubig, dickstengelig. Die starke, abstehende Behaarung übertrifft das von manchen *moschata*-Sippen bekannte Maß. Die Infloreszenzen sind steif aufgerichtet wie bei *vesca*, mit kurzen Internodien, daher gestaucht wirkend mit sehr dicken Infloreszenzstielen. Die Blüten mittelgroß, etwa wie ♀ Blüten von *moschata*, flach (*vesca*), rein weiß, die Petalen nicht überdeckend (*vesca*); die Kelchblätter sind breit und kurzzipflig, abstehend, wie bei beiden Eltern. Die Antheren sind groß, mit langen Filamenten, voll, gelb; Pollen bis zu 100% gut (100—89—89—53). Eine vorläufige cytologische Prüfung zeigte gute reguläre Metaphasen mit 14 Gemini und Anaphasen I mit je 2 Platten zu 14 Chromosomen (Abb. 5 b u. c). Die Reduktionsteilung verläuft also normal. Da ein entsprechendes Weibchen fehlte, konnte die Pflanze nur zu den (schwer gelingenden) Rückkreuzungen verwendet werden. Über die theoretische Bedeutung dieses Tetraploiden siehe S. 188.

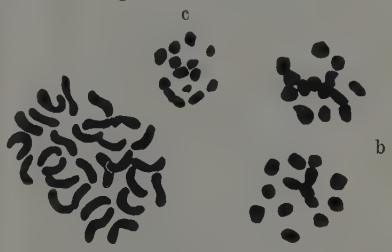


Abb. 5. Tetraploider Bastard *vesca* × *moschata*. a Wurzelspitze 2n = 28. b = 2 zusammengehörige Platten einer Anaphase I. c = Anaphase II.

IV. F_2 vesca × moschata aus Fr. 1535.

Aus Isolierung durch Gazekästen bzw. in insektensicheren Gewächshauskojen (vgl. was oben über Selbstansatz gesagt ist S. 166) im Jahre 1934 gewonnener Same gab in 36,4 98 Pflanzen, die 1937 und 38 an den Originalpflanzen, in den folgenden Jahren an Klonvermehrungen in kleinen Beeten zu je 9 Pflanzen, welche die charakteristischen Eigenschaften deutlicher in Erscheinung brachten, beobachtet wurden. Die Resultate sind so weitgehend übereinstimmend mit der Aussaat 35,35 c aus Freiland-Spontanansatz (93 Pflanzen), daß sie an der länger

beobachteten Familie aus 36,4 (*Fr.* 2201—2293) dargestellt werden sollen; auch die in Tab. 2 aufgeführten Wiederholungen von 1939 boten das gleiche Bild:

Die F_2 zeigt in allen diesen Familien eine äußerst komplizierte Aufspaltung derselben Art (Abb. 6—18).

Abb. 6. Wuchstypen aus F_2 *vesca* × *moschata*.

Fr. 2225 Gr. IV (V) hochwüchsig, gedrungen; Laub u. Infloreszenz mutterähnlich, ♀ gefüllt; Br./Lg.-Index 1,03.
Fr. 2230 Gr. II *vesca*-wüchsig; 4—5 blättrig, Blüte ♀ einfach, W × G.
Fr. 2265 Gr. I/II zart, *viridis*-ähnlich, Ind. 1,62, ♂ gefüllt.
Fr. 2275 Gr. III intermediär; *vesca*-Muttertyp, Ind. 120, ♀ gefüllt.

Was zunächst den allgemeinen Habitus anbetrifft, so wird er wesentlich durch die Blattrosette geprägt; gleichwohl kann er in der späteren Entwicklung stark bestimmt werden durch die Infloreszenz. Bei der ersten kommt es auf Wüchsigkeit, Dichte und Höhe der Rosette (Länge des Blattstieles), sowie den Blattypus an; bei der letzten gleichfalls auf die Wüchsigkeit, ferner die Internodienlängen,

den Verzweigungstyp und endlich auf die postflorale Haltung. Beides schwankt nicht nur in weiten Grenzen zwischen den Eltern, sondern geht in beiden Richtungen, quantitativ und qualitativ über sie hinaus, so daß „extravagante" Formen im Sinne HERIBERT-NILSSONS entstehen (s. Abb. 10, 14, 17, 19). Um zu einer gruppenweisen Erfassung für den Habitus zu kommen, wurde zunächst nach den für die Gattung *Fragaria* recht (wenn auch nicht immer) charakteristischen Polyploidietypen unterschieden in Typ: haploid-, diploid-, 2/6-, pentaploid gleich der Mutter- und hexaploid-Typ (vgl. Tab. 3), die weiterhin als zart (Gruppe I), *vesca*-wüchsig (II), intermediär (III), hochwüchsig (IV), gedrungen (V) bezeichnet wurden. Dabei soll vorweg genommen werden, daß sich chromosomal gleichwohl alle, soweit bisher untersucht, als pentaploid oder nahe pentaploid erwiesen haben.

Abb. 7. Wuchstypen aus F_2 *vesca* × *moschata*. *Fr.* 2222 Gr. IV (VI) hochwüchsig, *moschata*-Riesentyp, Ind. 1,17, ♀ gefüllt. *Fr.* 2247 Gr. IV hochwüchsig, *moschata*-ähnlich, Ind. 1,39, ♂ gefüllt, Blüte klein.

Die Blattform wird einmal bestimmt durch den Längen-Breiten-Index der Blättchen, zum zweiten durch die Gestalt der Spitze des Endblättchens, die bei beiden Eltern, ebenso bei der dritten einheimischen Art *Fr. viridis*, abgestutzt ist, während gleichzeitig die Zähne gedrängter und kürzer werden (s. Abb. 8). Dieser Typus der Blattspitze tritt in F_2 in ganz auffallender Weise zurück hinter ellipsoidische Blätter mit deutlich ausgeprägter Zuspitzung s. die Blattrisse (Abb. 8—10).

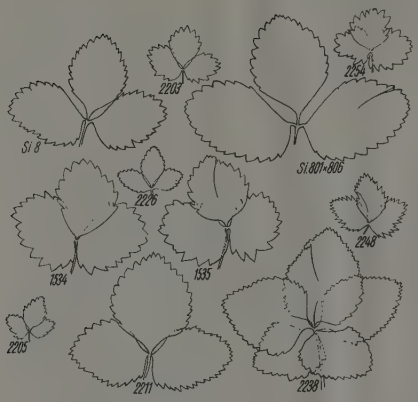


Abb. 8. Eltern: Si 8 *vesca*, Si 801 × 806 *moschata*. F_1: 1534 u. 1535. Muttergleiche: 2211, 2238. Zwerge: 2203, 2205, 2226, 2248, 2254. Auf $^1/_4$ verkleinert.

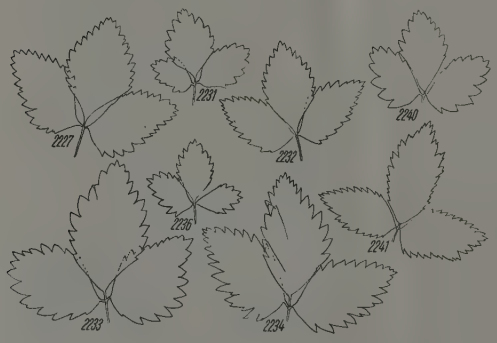


Abb. 9. „Neuer Typ".

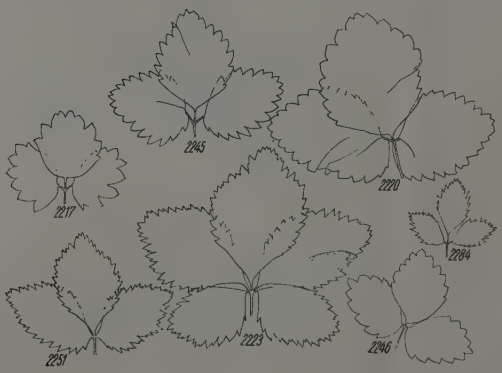


Abb. 10. „Extravagante Typen".

Auch die Konsistenz der Blätter variiert von fast lederigen Blättern, die an oktoploide Typen erinnern, über die ± harten, festen vom *moschata*-Typus über den „neuen Typ" (s. unten) zu zarteren, dünneren, der *vesca* ähnlichen bis zu ganz zarten, die größtenteils höchstens einen Winter überstanden. Dieses Merkmal ist unabhängig von der Größe der Blättchen. Es sind:

33 mittelgroß bis groß, dick, hart	7 klein, dick, hart
19 groß, weich	15 klein, dünn

Einige besonders auffallende Blattypen sind in Abb. 10 gezeichnet. In Anbetracht der Tatsache, daß die Zähnung der Blätter systematisch zur Unterscheidung der Arten verwendet wird, muß die große Variabilität in der Zähnung auffallen, die weit über das Maß der Eltern hinausgeht. Bei *vesca* und *moschata* ist sie ziemlich bis sehr grob, die Zähne sind dreieckig, seicht und fast stumpf (bezogen auf den Winkel, unter dem die Enden, wenn auch oft in eine haarfeine Spitze verlängert, zusammenstoßen). In F_2 treten ganz ungewöhnlich grobe wie feine Zähnelungen auf, wenigzählig oder sehr dicht, tief- oder nur schwach eingeschnitten, spitz oder stumpf, auch doppelt gezähnt.

Unter Berücksichtigung des Blattrosettentyps: üppig — spärlich, locker — dicht, hoch — flach schälten sich etwa die folgenden Gruppen heraus, in der F_2 aus Isolierung ebenso wie in der aus freier Bestäubung im Gelände.

Im ganzen wurden notiert, nach Habitus der Blattrosette beurteilt:

Tabelle 3.

Gruppe	I	I/II	II	III	IV	darunter V	VI	VII	VIII
	zart		*vesca*-wüchsig	intermediär	hochwüchsig	mutter ähnlich	neuer Typ	3–5 bl.	W × G[1])
35,35 c	8	4	14		19	2	2	3	7
36,4	5	10	37	7	33	12	12	9	1

14 Pflanzen glichen der Mutter *Fr.* 15 35 oder ihren Geschwistern 15 33 und 1534 (Gruppe V Abb. 6 *Fr.* 2225); besonders durch das breite, rundliche feste Blatt — Längen-Breiten-Index im Mittel = 1.22 — und die gestauchten steif aufrechten Infloreszenzen mit flach tellerförmigen Blüten gekennzeichnet.

Die hochwüchsigen Typen (Gr. IV Abb. 6 u. 7) nähern sich mehrfach dem *moschata*-Habitus, besonders charakterisiert durch das große, konvex gewölbte, stark gerippte Blatt; doch sind die Blättchen in Bezug auf den Lg/Br-Index variabler als der *moschata*-Elter, häufig mehr abgerundet, nach der Mutter hin. Die Blattrosetten sind oft dicht buschig, seltener aufgelockert. Im ganzen macht sich in dieser Gruppe der

1) s. S. 168 unten u. 190.

moschata-Einschlag am stärksten geltend. 4 haben fast Riesenwuchs, davon eine der Mutter ähnlich (*Fr.* 2222 Abb. 7); die andern Riesen sind extrem kräftige *moschata*-Typen.

Die Gruppe III Abb. 6 *Fr.* 2275 enthält Pflanzen, die mehr als die anderen eine intermediäre Stellung zwischen den Eltern einnehmen und etwas an die *elatior* × *collina*-Bastarde erinnern.

Als besonders auffallend wurden mit dem Namen „Neuer Typ" (n.T.) (Abb. 11) 19 Pflanzen (+2 in 35,35 c) bezeichnet. Die Blattrosette ist stets locker und hoch. Die Pflanzen sind durch sehr weiches, meist helles Laub gekennzeichnet, das einen Stich ins rötlich-braune hat, der durch

Abb. 11. *Fr.* 2247 „Neuer Typ".

häufig rote Färbung der Blattstiele noch betont wird; unterseits sind die Blätter weißlich bis graugrün. Die Spreiten sind besonders schmal (Lg./Br. = 1.60) und fast immer nach oben leicht zusammengeklappt. Die Blättchen sind langoval, meist sehr spitz gezähnt und deutlich, oft lang gestielt (*moschata*-Merkmal) (Abb. 9). Es ist im ganzen ein für *Fragaria* neuartiger Blatt-Typus. Hiervon wurden 7 kräftige, hochwüchsige und 12 zarte *vesca*-wüchsige Exemplare gefunden.

9 (+3 in 35,35 c) Pflanzen tragen neben normalen 3 fingerigen reichlich 4—5 fingerige Blätter, darunter 2 der genannten Riesenpflanzen, in 35,35 dagegen ein Zwerg. Solche Blätter sehen aus wie *Potentilla* (Abb. 10).

Der zarte Typ (Gruppe I Abb. 6 *Fr.* 2265), zunächst als haploid-Typ bezeichnet, umfaßt kleine, schwach belaubte, zarte Pflanzen; sie haben

z. T. schon den ersten Winter nicht überstanden und sind nicht zur Blüte gekommen, einige haben sich in Klonvermehrung gekräftigt und sind später dem *vesca*-ähnlichen Typ zugerechnet.

Unter den *vesca*-wüchsigen (Gr. II) befinden sich die *vesca* am nächsten stehenden Pflanzen. Keine konnte als reine *vesca* angesprochen werden. Gleichwohl machen sich die *vesca*-Merkmale in der schwach rundlichen Form der sitzenden Blättchen geltend, die dünn, wenn auch hart sind und flach ausgebreitete Spreiten besitzen. Bezüglich der Blattbreite sind hier 2 Untergruppen zu unterscheiden (Tab. 4). Der Längen-Breiten-Index 1.45 der schmalblättrigen Gruppe entspricht dem *vesca*-Elter; in den breitblättrigen (Lg./Br. = 1.10) wird der Muttertyp weit überschritten; hier kommen fast runde Blätter vor (Abb. 10 *Fr.* 2217).

Hierher gehören auch 3 Zwerge, die den ersten Winter überstanden haben, gesund aussehende, für sich genommen kräftige Pflänzchen, deren Rosetten flach dem Boden aufliegen; bei starker Absenkerbildung bedecken sie oft rasenartig das Beet. *Fr.* 2248 mit hartem, *vesca*-ähnlichem Laub und zarter, gedrungener Infloreszenz, *Fr.* 2260 mit hellem Laub, rundlichen, glatten Blättchen, reich blühenden, kleinen Infloreszenzen. — Die kleinste Rosette hat *Fr.* 2278 (Abb. 15); die Blättchen sind flach, rund, hell, klein, weich und dünn. Die Infloreszenz ist bei nur 13—15 cm Höhe steif und gedrungen. — Daß auch Pflanzen mit verbildeten Blättern sich in beiden Aussaaten fanden, sei nur kurz vermerkt.

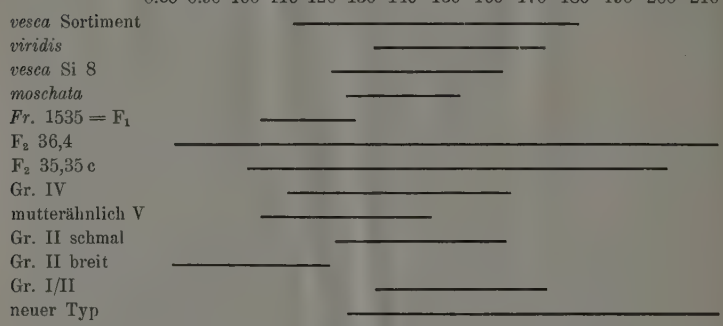
Im Hinblick auf den durch die seitherigen cytologischen Befunde nahegelegten Schluß auf die Homologie der Genome mußte ein Auftreten von Merkmalen der *Fr. viridis* (= *collina*) von Interesse sein. In der Blattform ist es am ehesten in den schmalen Blättern der Gruppe II zu finden, ferner in der feinen spitzen Zähnung, die in starkem Gegensatz zu den *vesca*- und *moschata*-Eltern steht (Abb. 9 *Fr.* 2241, Abb. 10 *Fr.* 2251 u. *Fr.* 2284). Der Längen-Breiten-Index einiger meiner *viridis*-Sippen beträgt durchschnittlich 1.49, der der schmalblättrigen Formen aus Gruppe II mit feinen, spitzen Zähnen: 1.45.

In Tabelle 4 sind die Längen-Breiten-Indices der verschiedenen Gruppen zusammengestellt.

Eine Aufspaltung erfolgte auch bezüglich der Blühperiode, insofern von 98 Pflanzen (36,4) nur 38 bzw. von 93 Pflanzen (35,35 c) nur 43 im ersten Jahr zu Blüte kamen. Dadurch fällt ein Teil für die Infloreszenzdaten aus, da die Überwinterung immer viel Ausfall bringt, der nun selektiv besonders die zarten Pflanzen trifft. In 36,4 wurde dem durch die Anlage von Klonen entgegen gewirkt. So kamen für die Blütenbeobachtungen im ganzen 43 Pflanzen mit 2-jähriger, 78 mit 4-jähriger Beobachtung in Betracht.

Tabelle 4.

Längen-Breiten-Index des Endblättchens.



In der Infloreszenz wiederholt sich die Variabilität, die sich im Laub gezeigt hatte; bestimmt durch Wüchsigkeit, wie dort nach Typ 6n, 5n, 2/6n, 2n, 1n. Die Infloreszenzen zeigen stark den *moschata*-Einfluß, mit ungleich langen, gestreckten Internodien, oft hoch und weich, reichblühend (Abb. 16, 17); sie legen sich oft schon z. Z. der Blüte nieder,

Abb. 12. Blütentypen aus F_2 *vesca* × *moschata*.

wie es erst postfloral die Infloreszenzen von *viridis* und *moschata* tun. Seltener ist der steif aufrecht stehende zartstielige Typ von *vesca* vertreten, mit postfloral scharf und kurz abwärts gekrümmten Pedicellen wie bei *vesca;* häufig dagegen der der Mutterpflanze, gleichfalls steif aufrecht und postfloral der *vesca* gleichend, aber sehr dickstielig und gedrungen, reichblütig (Abb. 13 u. 15). — Dazwischen wieder alle möglichen Übergangsformen, unter denen die zartesten, wenigblütigen an *Fragaria viridis* erinnerten.

Am stärksten macht sich das doppelte *vesca*-Genom in der Blütenregion geltend, obgleich hier 3 Neuerscheinungen besonders auffallend sind: die Blütenfüllung, die 59% aller Pflanzen betraf, eine leichte Vergrünung der Blüten und, häufig mit dieser zusammenfallend, eine starke Reduktion der Korolle (Abb. 12 *Fr.* 2205, 2244, 2202 Mitte).

Abb. 13. *Fr.* 1923, Infloreszenz, Typ Mutter, Blüte = Röschen.

Die Blütenfüllung gleicht bei schwächster Ausbildung der petaloiden „Innenkorolle" der Mutter (s. S. 170), wobei nur einer der 5-zähligen Antherenkreise in charakteristischer Weise verblattet (16 Pflanzen); sie kann aber auch zu völliger Petaloidie sämtlicher Antheren führen, so daß kleine Röschen entstehen, mit spatelförmigen bis zu normal breiten Blättchen — vom *Papaver-* bis zum *Rosa*typ der Blütenfüllung (Abb. 13). Da zudem die vorliegende F_2-Familie sowohl im Pollen wie in den Eizellen fast völlig steril ist und mehr als die Hälfte der Pflanzen gefüllte Blüten besitzt, ist die Einreihung nach dem Geschlecht schwierig, zumal sowohl Staminodien wie entwicklungsfähige Antheren petaloid werden können. Die Hauptentscheidung lag bei gefüllten Blüten in der Größe und Ausbildung des Rezeptaculums und dem Vorhandensein (♀ Anlage) oder Fehlen (♂ Anlage) des Entwicklungsreizes, der die Beerenbildung einleitet. In typisch männlichen Pflanzen ist der Fruchtboden klein bis reduziert und wird schnell schwärzlich verfärbt. Da-

neben ließen auch einzelne (bis viele) nicht petaloid ausgebildete Antheren den Unterschied zwischen ♀ und ♂ und das Vorhandensein beider Merkmale bei ☿☿ erkennen. Mit dieser Einschränkung hat sich das folgende Resultat ergeben:

Tabelle 5.

Geschlecht und Blütenbildung in F_2 aus *Fr.* 1535.

	einfach	einfach m. Innenkarolle	gefüllt	Σ Σ	Σ
♀ 36,4	16	14	10	40	**58** ♀
♀ 35,35 c	9	2	7	18 } 58	
♂ 36,4	5		3	8	**63** ♂+☿
♂ 35,35 c	10		3	13 } 21	
☿ 36,4	10		20	30	
☿ 35,35 c	6		6	12 } 42	
36,4	31	14	33		
35,35 c	25	2	16		
Σ	56 **56** (41%) einfach	16	49 **65** (59%) gefüllt		

In Anbetracht der schwierigen Geschlechtsbestimmung kann man das Verh. 40 ♀:38 ♂+☿ (in 36,4) bzw. 18 ♀:25 ♂+☿ (in 35,35 c) als dem Verh. 1:1 entsprechend auffassen, worauf wir noch zu sprechen kommen.

Der für *moschata* so charakteristische Unterschied in der Größe der ♀ und ♂ Blüten ist hier vollständig verwischt, auch bei den gut entwickelten weißen Korollen, was auch den allgemeinen Eindruck der *vesca*-Ähnlichkeit verstärkt. Sehr kräftige, reichblütige Infloreszenzen haben häufig ganz kleine Blüten, so *Fr.* 2272 ♂, *Fr.* 2212 ☿; und umgekehrt, so der Zwerg 2278 mit verhältnismäßig großen ♀ Blüten mit Innenkorolle. Abb. 12 gibt besser als alle Beschreibung die Mannigfaltigkeit bei starker Dominanz des *vesca*-Charakters wieder, die in der Familie aus Spontanansatz genau von gleicher Art ist.

Die Fertilität auf ♀ Seite ist gleich null. Einige Pflanzen schienen zunächst fast vollsamig. Im übrigen waren die Pflanzen ganz steril, oder der Fruchtboden schwoll zu einer ± kleinen, blaßroten, zuweilen kräftig roten Beere an, die entweder nur aus dem nüßchenfreien Hals der Beere gebildet war, oder, was häufiger vorkam, in der Mehrzahl unentwickelte (Abb. 15), vereinzelt entwickelte Nüßchen trug, im letzten Fall mißförmig als „Höckerbeere" ausgebildet (Abb. 14), früher von mir mit dem amerikanischen Ausdruck nubbin bezeichnet. (In den Protokollen: Reiz — Reiz Beere — ± nb). Sehr oft, vor allem bei den gefüllten Blüten, persistiert die Korolle postfloral (Abb. 14 u. 15), wobei

Abb. 14. *Fr.* 2207, Beerentyp „extravagant", chiloensis-ähnlich.

Abb. 15. *Fr.* 2278, Sterile „Beere" des Zwerges mit der kleinsten Rosette, aber reicher Ausläuferbildung.

sie sich häufig rötlich bis purpurrot verfärbt. (Ähnliches wurde auch bei der Mutterpflanze beobachtet.) Versuche, die anscheinend guten Nüßchen zur Keimung zu bringen, haben nur ausnahmsweise Erfolg gehabt, die Keimlinge gingen aber bald zugrunde.

Auch unter den durch den Entwicklungsreiz gebildeten „Beeren" ließ sich deutlich der jeweilige Einfluß der Elterarten feststellen. Einige Typen sind in Abb. 14—19 wiedergegeben. *Fr.* 1927 (Abb. 18) wiederholt die F_1-Mutterbeere, bei durchschnittlicher Größe von 13,5 × 14 × 10 mm. *Fr.* 2227 (Abb. 17) tendiert zur runden, *Fr.* 2212 zur spitzkonischen festen *vesca*-Beere, *Fr.* 2278 (Abb. 15) zur weichen länglichen, selten

vollsamigen *moschata*-Beere. Auch an solchen weit entwickelten und bereits stark aromatischen Beeren wurden nur vereinzelte Nüßchen weiter entwickelt (Abb. 14) (z. B. in einem besonderen Fall an 9 Beeren 0, 0, 0, 1, 3, 3, 5, 7, 10 Nüßchen).

Die nach Laub und Habitus unterschiedenen verschiedenen Gruppen sind bezüglich der Blütenregion in folgender Weise charakterisiert.

Die hochwüchsigen Typen (Gr. IV) haben zwar sehr kräftige, reichblühende Infloreszenzen, teils weich, mit langen Pedicellen wie bei *moschata*, teils gestaucht und steif wie bei der Mutter; aber selbst bei

Abb. 16. *Fr.* 1926, Beerentyp = *vesca*, rund, steril.

den Riesenformen erreichen die Blüten nicht die Größe normaler *moschata*-Blüten; vielmehr finden sich häufig Pflanzen mit kleinen, reduzierten Kronen. Mit dem gedrungenen Laubtyp der Mutter geht auch die gedrungene Infloreszenz parallel (Abb. 13), selten aber rein im *vesca*-Verzweigungstyp, sondern buschiger, oft doldig. Im Gegensatz zur vorigen Gruppe, legen sich die Infloreszenzen aber postfloral nicht zu Boden, sondern bleiben aufrecht, mit offenen Kelchen. Die Blüte ist klein, ± gefüllt, z. T. den Muttertyp der Innenkorolle wiederholend; das gleiche gilt für den Beerenansatz, der in

Form und Farbe die Mutterbeere gewissermaßen zu erreichen versucht (Abb. 18). Die „Beeren" sind also groß, rundlich bis stumpf konisch; wo die Nüßchen früher in der Entwicklung stehen bleiben, ist auch die „Beere" klein und rund (Abb. 16).

Der neue Typ ist in allen seinen Infloreszenzen weich und locker (Abb. 11 u. 17), wie im Laub; stark von *moschata* geprägt, sehr früh, oft schon in der Blüte sich niederlegend. Von 14 Pflanzen zeigten nur 3 Blütenfüllung — alle andern hatten einfache, kleine, häufig grünliche Blüten vom reduzierten *vesca*-Typ der W × G-Bastarde. Die

Abb. 17. *Fr.* 2227 (vgl. Abb. 8), Infloreszenz- und Beerentyp = *moschata*, steril.

Beere ist bei den kräftigen Pflanzen von erheblicher Größe, von der vorigen Gruppe ganz abweichend, mit langem Halsteil und spitzovaler Beere, mit z. T. weit entwickelten Nüßchen, die so oberflächlich inseriert sind, wie es in einer meiner *chiloensis*-Sippen aus Washington vorkommt (Abb. 14). Auch diese Nüßchen sind aber nicht keimfähig; z. B. gaben 84 große Nüßchen von *Fr.* 2268 nur 1 Keimling, der bald starb.

Die Infloreszenzen auch der zarteren *vesca*-wüchsigen sind stark vom *moschata*-Aufbau mit seinen längeren Internodien geprägt — wogegen auch hier die Blüten selbst vielfach typische *vesca*-Blüten dar-

stellen. Doch kommen auch unter diesen zarten Pflanzen gefüllte Blüten vor: von 16 Pflanzen haben 8 einfache Blüten, 4 eine einkreisige

Abb. 18. *Fr.* 1927 Muttertyp; Beere entwickelt, Nüßchen unentwickelt (Reiz Beere).

Abb. 19. *Fr.* 2212, Kelchtyp *viridis*.

Innenkorolle, 4 gefüllte Blüten. Der spitzzipflige Kelch mancher Pflanzen erinnert, besonders wenn er sich postfloral um die sterile Blüte schließt, an *Fr. viridis* (Abb. 19).

Im Zusammenhang mit der Frage nach der Homologie der Genome (s. S. 188) sind auch solche gelegentlich gefundenen *viridis*-Merkmale von Bedeutung. In der Blütenregion sind sie zu sehen 1) in der zarten niedrigen, wenigblütigen Infloreszenz mancher Pflanzen, ohne daß der rein monopodiale Aufbau von *Fr. viridis* verwirklicht wurde. 2) In dem häufig lang- und spitzzipfligen Kelch, der postfloral sich der Beere anlegt, bei Sterilität sich um den Fruchtboden schließt (Abb. 19); (der sterile *vesca*- und *moschata*-Typ, der wagerecht abstehende Kelch, ist in den F_1-Pflanzen verwirklicht). 3) In schüsselförmigen Kronen mit breiten, übereinandergreifenden Petalen oder großen Antheren an langen zarten Filamenten (*Fr.* 2236). 4) Endlich kamen Blüten vom Typus der *vesca* × *viridis*-Bastarde vor, mit kleinen, glockig nach oben gerichteten Petalen, die sich nicht berühren, sowie Beerenansätze vom Typus der wenigsamigen *vesca* × *viridis* Bastarde mit eingesenkten Nüßchen.

Diskussion der Ergebnisse.

Das theoretisch wichtigste Ergebnis der mitgeteilten Untersuchungen liegt in dem fertilen tetraploiden *vesca* × *moschata*-Bastard *Fr.* 2588. Der verwandtschaftlichen Analyse unserer einheimischen Erdbeeren stehen durch schwere Kreuzbarkeit und Sterilität erhebliche technische Schwierigkeiten im Wege, die sich erneut in den Kreuzungen *vesca-moschata* gezeigt haben, die in Tab. 1 zusammengestellt sind. Dabei sind Fehlbestäubungen in die Protokolle gar nicht mehr aufgenommen. So ist es in den vergangenen Jahren nur gelungen, 6 *vesca-moschata*-Bastarde mit *vesca* als Mutter herzustellen, von denen 5 steril waren, der einzige fertile ein Männchen. — Die von Petrov und Filosofova (6, nach Ref. im Bot. Ctrbl.) vorgeschlagene Methode der Verwendung von Mischpollen ist in den hier mitgeteilten Versuchen noch nicht angewandt worden. Von den nach dieser Methode erzielten Bastarden, die morphologisch als *moschata* × *vesca* (*moschata* als Mutter) gedeutet wurden, sind 6 (4♀♀, 2♂♂) pentaploid, 5 (3♀♀, 2♂♂) tetraploid. Die Meiosis ist nur bei Pentaploiden untersucht, doch setzen die ♀ Tetraploide gut an.

Von anderen Bearbeitern hat ferner Fedorova (1 u. 2) aus 5430 Samen 4 lebensfähige Bastarde, 2 pentaploide, 2 tetraploide, hergestellt wie die meinen nur mit *vesca* als Mutter. Diploide Eizellen der *vesca* scheinen somit gelegentlich gebildet zu werden — nach Petrov ebenso

diploide Pollenzellen. FEDOROVA beschreibt alle vier Bastarde als steril, auch die tetraploiden, die als die stärker *vesca*-ähnlichen beschrieben sind. Nach meinen Erfahrungen hängt die Penetranz der *vesca*-Merkmale stark von den verwendeten Eltersippen ab; so waren:

a) *Fr.* 1533, 1534, 1535, 5n, sehr *vesca*-ähnlich
b) *Fr.* 1903, 1905, 5n, sehr *moschata*-ähnlich
c) *Fr.* 2588, 4n, sehr *vesca*- und zugleich der Gruppe a) sehr ähnlich.

Der von mir hergestellte pollenfertile ♂ Bastard *Fr.* 2588 entspricht den *Fr. elaticollinae* (über die ich 1937 berichtet habe) — aus normalen Gameten der verschiedenchromosomigen Eltern (n=7 und n=21) ist durch kombinierte Allo- und Autosyndese in der Form: $\frac{7\text{ v }7\text{ el}}{7\text{ el }7\text{ el}}$ (heute zu schreiben: $\frac{7\text{ v }7\text{ m}}{7\text{ m }7\text{ m}}$) ein fertiler Bastard entstanden; er wäre entsprechend als *elativesca* zu bezeichnen; es fehlt indessen das dazu gehörige weibliche Exemplar (wie solche in den russischen Kulturen ja bereits vorhanden sind), um ebenso wie *Fr. elaticollina* durch Geschwisterkreuzung eine Population zu liefern, auf Grund deren die Wahl eines eigenen Artnamens dort gerechtfertigt erschien. Die Pflanze ist aber mit Erfolg als Pollenelter verwendet.

Damit ist eine Annahme von LILIENFELD bestätigt, über deren Berechtigung ich auf Grund meiner *elatior* × *collina*-Kreuzungen 1937 Zweifel geäußert habe. LILIENFELD rechnet nämlich die von ihr verwendete japanische Art *Fr. nipponica* dem *vesca*-Kreise zu und setzte auf Grund des cytologischen Verhaltens in der Verbindung *elatior* × *nipponica* das *vesca*-Genom mit einem der *elatior*-Genome homolog, woraus dann weiterhin die autopolyploide Natur der hexaploiden *Fr. elatior* aus dem *vesca*-Genom abgeleitet wurde. Auf Grund meiner in 5 Verbindungen hergestellten 28-chromosomigen fertilen *elaticollinae* und unter Berücksichtigung verschiedener morphologischer Merkmale der *nipponica*[1]) glaubte ich diese zum *collina*-Kreis rechnen und die ganzen Homologien auf *collina-elatior* deuten zu müssen. Ich möchte auch heute *Fr. nipponica*, besonders wegen der Beerenform (s. LILIENFELD 1936 Abb. 5c), in den *collina*-Kreis stellen. LILIENEELD hat selbst Zweifel an der richtigen Einreihung geäußert. (Zur Bestimmung wäre auf den Verzweigungstypus zu achten). Nunmehr liegt aber die gleiche Bindung von 7 Chromosomen einer echten *vesca*-Sippe mit 7 *elatior*-Chromosomen vor, verbunden mit Autosyndese der restlichen

1) Es ist mir leider nicht möglich gewesen, die Art selbst kennen zu lernen.

14 *elatior*-Chromosomen. Daraus folgt aber, daß Lilienfelds Deutung: die Homologsetzung des *vesca*- mit 1 *elatior*-Genom zu Recht besteht. Da das gleiche aber auch für das *collina*-Genom und 1 *elatior*-Genom gilt, sowie für 2 *elatior*-Genome untereinander, so wäre damit die volle Homologie auch des *vesca*- und *collina*-Genoms zu setzen.

Damit mußte die Kreuzung der beiden diploiden Sippen miteinander erneut an Interesse gewinnen. Bei der gleichartig regulären Meiosis in der Verbindung mit *moschata (elatior)* sollte man volle Homologie der Genome und volle Fertilität der Bastarde erwarten. Das ist aber keineswegs der Fall. Sowohl auf ♀ wie auf ♂ Seite ist die Fertilität, wie aus älteren Versuchen bekannt ist, stark herabgesetzt. Es wurden deshalb diese älteren Versuche wieder aufgenommen und die in der Natur häufig vorkommende Kreuzung — *Fr. Hagenbachiana* wird so gedeutet — in F_1 und F_2-Familien analysiert. Über diese Kreuzung soll später berichtet werden.

Fedorova hat eine zunächst mehr vorläufige Mitteilung über die cytologischen Vorgänge gemacht, wonach die Meiosis durch Polyvalentenbildung weitgehend gestört ist; nachdem ergänzend in einer späteren Arbeit daneben und zwar überwiegend, regelmäßige Platten mit 14 Gemini gefunden wurden, wie solche in meinem Material von *Fr.* 2588 die Regel sind (Abb. 5) und zu fertilen Gameten führen — ebenso wie in *elaticollina* und *elnipponica* —, dürfte die erste Angabe, daß die beiden tetraploiden Bastarde steril sind, überholt sein.

Rosanova (7) schließt aus der stärkeren Polyvalentenbildung auf größere Homologie und damit auf nähere Verwandtschaft der *vesca*- und *moschata*-Genome gegenüber den *viridis*- bzw. *nipponica*-und *moschata*-Genomen. An diesem Punkt hat die cytogenetische Analyse nunmehr einzusetzen und die bisher etwas widersprechenden Angaben über die Fertilitäts- und Bindungsverhältnisse statistisch sicher zu stellen.

Die zweite Beobachtung von allgemeinerem Interesse ist die F_2 aus *Fr.* 1535. Diese pentaploide Pflanze ist in der Hauptsache weiblich, trägt aber gelegentlich gut ausgebildete Antheren, in welchen steriler Pollen entwickelt wird, zwischen dem sich vereinzelte gute Pollenkörner verschiedener Größe befinden. Nimmt man das gleiche auch für die Samenanlagen an, so sind Samen aus Selbstbestäubung nicht unmöglich. Dieser Bastard hat, sowohl aus Isolierung wie im Freiland der Fremdbestäubung ausgesetzt, Samen geliefert, welche eine stark, aber in beiden Fällen gleichartig spaltende sterile Nachkommenschaft (F_2) ergaben. Es entsteht die Frage: Wie ist diese Nachkommenschaft entstanden?

Die cytologische Analyse, über die hier nur vorläufig berichtet werden kann, hat nach Stichproben an 15 Pflanzen ergeben, daß auch habituell weit auseinanderstehende Pflanzen 35 Chromosomen wie die Mutter enthalten oder nahe 35. Die genaue Feststellung der Zahl ist wegen der hochgradigen Polyvalentenbildung in Ketten und Zweier- bis Fünfergruppen in den Mitosen schwierig; die Meiosis wurde wegen der Sterilität und Petaloidie zunächst zurückgestellt. Doch konnten einige sicher als 5n=35, 2 als 6n=42 und die andern in zwei Gruppen mit 33—36 und 29—32 Chromosomen eingeordnet werden.

Bei Vorliegen von Parthenogenese, die ja bei *Fragaria* immer wieder für die muttergleichen Individuen herangezogen wird, sollte man Konstanz in der Nachkommenschaft erwarten. In der Tat scheint hier der „Versuch" zu parthenogenetischer Entwicklung gemacht zu werden, der allen Eizellen 35 Chromosomen mitgeben sollte. Durch die schon in den somatischen Zellen überaus deutliche und störende Polyvalentenbildung wird aber, wie man nach dem vorliegenden Material annehmen muß, die Meiosis, wahrscheinlich schon in frühen Stadien, gestört und einzelne, vielleicht bestimmte Chromosomen leichter als die anderen, ausgestoßen. Damit würde sich einerseits die große Mannigfaltigkeit der F_2, andererseits die Bildung morphologisch charakterisierter Gruppen erklären.

Gegen eine Fremdbestäubung, für die man bei der Isolierung kriechende Insekten in Anspruch nehmen müßte, die ein ähnliches cytologisches Ergebnis bringen könnte, sprechen andere Erfahrungen: 1. das schwere Gelingen von Fremdbestäubungen (das allerdings kein durchgreifendes Argument darstellt und gerade bei Mischpollen, wie ihn Insekten gewiss zumeist mitbringen, wie wir sahen, überwunden worden ist); 2. aber vor allem das, was den gesamten Absaaten von *Fr.* 1535 in mehreren Jahren ein einheitliches Aussehen aufprägt: der sehr einheitliche und eigenartige Blütentyp: Füllung und Vergrünung bei ausgesprochenem Vorwiegen der *vesca*-Merkmale in der Größe, Farbe und Form der Blüten.

Dabei erinnert die starke Reduktion und die leichte Vergrünung der Korolle an die pentaploiden Bastarde aus diploid × oktoploid, wenn diploid Mutter ist, in noch stärkerem Maße wie die Blüten der Mutter, wo wir auf diese Erscheinung zuerst aufmerksam gemacht haben. Wo dies in der F_2 mit niedrigem, etwas gedrungenem Habitus zusammentrifft, verstärkt sich dieser Eindruck, weshalb diese Gruppe als Wald- × Gartentyp (W × G) zusammengefaßt wurde (Tab. 3).

Endlich kann als mit parthenogenetischer Entwicklung in Übereinstimmung auch das Geschlechtsverhältnis (Tab. 5) von 58 ♀♀ : 63 ♂♂ + ☿☿ herangezogen werden — obwohl die Einordnung der Einzelpflanzen aus den angegebenen Gründen (S. 181) keineswegs als fehlergesichert gelten kann. Jedenfalls steht die Aufspaltung nach dem Geschlecht i. V. 1 : 1 auch bei parthenogenetischer Entwicklung in Einklang mit der heterogametischen Natur der *Fragaria*-Weibchen. Wir möchten also annehmen, daß die Spaltungen, welche die F_2 aus Spontanansatz wie bei Isolierung ergeben hat, sich aus parthenogenetischer Entwicklung der ♀ Blüten der *Fr.* 1535 und Ausstoßung einzelner Chromosomen, bald dieser, bald jener, mancher bevorzugt, erklären lassen. — Doch soll nicht unerwogen bleiben, daß auch eine Selbstbestäubung mit tauglichem Pollen und tauglichen Eizellen Chromosomenzahlen zwischen 28 und 42 ergeben könnte wie in den pentaploiden Weizenbastarden mit nachfolgender Vermehrungs- und Verminderungsgruppe. Das genetische Verhalten, die vollständige Sterilität spricht dagegen. Ehe daher eine solche Selbstbestäubung nachgewiesen ist, erscheint die obige Annahme als die gegebene.

Zusammenfassung.

1. Es werden 6 Bastarde der Kreuzung *Fragaria vesca* (als Mutter) × *moschata* beschrieben, von denen 4 pentaploid und steril sind, 1 tetraploid, ♂ und fertil, 1 pentaploid und teilweise fertil. Alle haben die Wüchsigkeit des hexaploiden Elters.

2. Morphologisch dominieren *vesca*-Merkmale bei 3 pentaploiden und dem tetraploiden Bastard, die sich sehr ähnlich sehen; *moschata*-Merkmale bei den beiden andern pentaploiden, welche den *elaticollinae* phänotypisch gleichen.

3. Die pentaploiden Bastarde müssen dabei übereinstimmend 2 *vesca*-Genome und 3 Siebenersätze von *moschata* enthalten, das tetraploide *vesca*-ähnlichere Männchen dagegen nur ein *vesca*-Genom gegenüber 3 Siebenersätzen der *moschata*. Der Phänotypus hängt demnach stark von der verwendeten Sippe ab.

4. Das tetraploide Männchen verhält sich cytologisch wie die *Fr. elaticollinae* Schiemann, bzw. *Fr. elnipponica* Lilienfeld und bildet in der Meiosis 14 Gemini durch kombinierte Allo- und Autosyndese. Damit ist die von Lilienfeld angenommene Homologie der *moschata*-Siebenersätze unter sich und mit dem Genom von *vesca* bestätigt, auf die hin Lilienfeld *Fr. moschata* als autopolyploid aus *vesca*-Genomen ansieht.

5. Die gleichartige meiotische Bindung in *vesca*- und *viridis*-Kreuzungen mit *moschata* und die daraus zu folgernde große Homologie der *vesca*- und *viridis*-Genome erfordert eine Erklärung der aus früheren Versuchen bekannten stark herabgesetzten Fertilität der *vesca*-*viridis*-Bastarde. Versuche hierzu sind aufgenommen.

6. Eine F_2 aus der halbsterilen pentaploiden *Fr.* 1535 wird analysiert und die Entstehung ihrer teils großen Mannigfaltigkeit, teils — besonders in der Blütenregion — großen Einheitlichkeit diskutiert. Die cytologische Untersuchung dieser Familie, welche den 2. Teil dieser Arbeit bilden und zu diesem Punkt Klärung bringen soll, wird später erscheinen.

Literaturnachweis.

1. Federova, N., Polyploid inter-specific hybrids in the genus Fragaria. Genetica XVI, 524—541 (1934). — 2. Dies., Interspecific and intraspecific hybridization of the strawberry and its importance for plantbreeding. Bull. appl. Bot. Suppl. to Series A, Nr. 15, 101—110 (1934). — 3. Lilienfeld, F. A., Karyologische und genetische Studien an Fragaria I. Jap. Journ. Bot. VI (1934). — 4. Dies., Karyologische und genetische Studien an Fragaria II. Ebenda VIII, 119—149 (1936). — 5. Dies., Karyologische und genetische Studien an Fragaria III. Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ. Nr. 38 (Gen. Ser. Nr. 5), 1—58 (1936). — 6. Petrov, D. F. u. Filosofova, T. P., Über die Gewinnung eines die Genome dreier verschiedenchromosomiger Arten in sich vereinigenden Tripelbastards bei Fragaria mit Hilfe der Vermittlermethode von Micurin. Biol. Journ. Moskau **7**, Nr. 3, 527—536 (1938). — 7. Rosanova, M. A., On polymorphic Type of species origin. C. R. Ac. Sc. URSS. vol. **18**, 677—679 (1938). — 8. Schiemann, E., Geschlechts- und Artkreuzungsfragen bei Fragaria. Botanische Abhandl. H. **18**, 112 S. (1931). — 9. Dies., Artkreuzungen bei Fragaria II. Ztschr. ind. Abst. u. Vererb.-lehre 73, 375—390 (1937).

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die Unterstützung der Arbeit, den Herren Professoren Diels und von Wettstein für Arbeitsmöglichkeiten in ihren Instituten.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena

Die Bärlappgewächse (Lycopodiaceae)

Eine beschreibende Zusammenstellung mit besonderer Berücksichtigung ihrer Varietäten und Formen

Von **Hermann Nessel**

Garteninspektor des Botanischen Gartens in Gießen

Mit einem Titelbild und 88 Abbildungen im Text mit 258 Einzelbildern nach den Originalpflanzen

IX, 404 S. gr.8° 1939 RM 20.—, geb. 21.50

Inhalt. **Allgemeiner Teil:** 1. Über Gestalt und inneren Bau. 2. Standorte. 3. Leicht erkenntliche Merkmale. 4. Vermehrung. 5. Kulturwinke. 6. Nutzen und Verwendung. 7. Geographische Verbreitung. / **Spezieller Teil:** 1. Einteilung. 2. Aufzählung der Haupt- und Untergruppen, Arten und Formen in systematischer Reihenfolge: Gattung I: „Urostachys." Gattung II: „Lycopodium." / Schlußwort. Wichtigste Literatur. Register der Arten, Abarten, Formen und Synonyme.

Im Verlauf der letzten 25 Jahre hat sich eine stattliche Zahl von neuen und mutmaßlich neuen Arten und Formen der so interessanten Familie der Lycopodiaceen angesammelt; es erwies sich daher eine durchgreifende systematische Bearbeitung als notwendig, zumal auch selbst in größeren beschreibenden Werken die Familie der Lycopodiaceen recht wenig bedacht worden ist.

Der Verfasser dieser Gesamtbeschreibung ist ein ausgezeichneter Kenner der Bärlappgewächse. Sie ist das Ergebnis vieljähriger Arbeit und enthält in kurzer Fassung eine Darstellung aller bis jetzt bekannten Arten mit allen ihren Formen und mit besonderer Berücksichtigung der einheimischen Arten. Eine stattliche Menge findet dabei zum ersten Male Erwähnung. Die Abbildungen sind ausnahmslos eigene Aufnahmen des Verfassers.

Die pflanzlichen Symbiosen

Von **Dr. Reinhold Schaede**

außerplanmäßiger Professor an der Universität Breslau

Mit 153 Abbildungen im Text. VIII 172 S. gr.8° 1943 RM 10.—

Das vorliegende Buch ist aus einer Vorlesung entstanden, die der Verfasser im Jahre 1941 gehalten hat. Da nun die Literatur gesammelt war und die Gedankengänge festlagen, hat er sich entschlossen, das Thema in Buchform auszuarbeiten, damit dem Mangel an einer ausführlichen zusammenfassenden Darstellung der pflanzlichen Symbiosen abgeholfen werde.

Es war seine Ansicht, in der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen den inneren Zusammenhang zu zeigen und ein klares Bild von den gegenseitigen Beziehungen der symbiontischen Pflanzen zu entwerfen.

Bei der Abfassung des Textes hat er sich bemüht, zu berücksichtigen, daß auch Lesern, die nicht Botaniker von Fach sind, und Studierenden der Weg zum Verständnis geebnet wird. Weil unter letzteren die Kenntnis des Griechischen sehr stark zurückgegangen ist, sind aus dieser Sprache entnommene Ausdrücke in Fußnoten erklärt worden.

Inhalt: **I. Einleitung.** Erörterung des Begriffes „Symbiose". Grundlagen der gegenseitigen Beziehungen zwischen den Symbionten. / **II. Bakterien-Symbiosen.** Leguminosen. Rubiaceen. Ardisia crispa. Dioscora macroura. / **III. Actinomyceten-Symbiosen.** Alnus, Casuarina, Ceanothus, Coriaria, Elaeagnus, Hippophae, Myrica. / **IV. Blaualgen-Symbiosen** (ausschließlich der Flechten). Einzellige Pflanzen (Endocyanosen). Lebermoose. Azolla. Cycadeen. Gunnera. Beziehungen und Stoffwechselverhältnisse der Symbionten, ausschließlich der Endocyanosen. / **V. Die Flechten.** / **VI. Die Mykorrhizen.** A. Mykorrhizen kohlenstoff-autotropher Wirtspflanzen. Bryophyten. Pteridophyten. Ericaceen. Pirolaceen. Apocynaceen und Asclepiadaceen. Gentianaceen. Waldbäume. Juniperus communis. Grüne Orchideen. / B. Mykorrhizen kohlenstoff-heterotropher Wirtspflanzen. Heterotrophe Orchideen. Burmanniaceen. Monotropa-hypopitys. Pteridophyten-Prothallien. / **VII. Die Pilzsymbiose der Lolium-Arten.** / Register.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

Paläobiologie der Pflanzen

Von

Dr. Karl Mägdefrau

Dozent der Botanik an der Universität Erlangen

Mit 305 Abbildungen im Text

VIII, 396 S. gr.8° 1942 RM 24.—, geb. 26.—

Inhalt: Einleitung: Ziele und Wege der Paläobiologie. / **I. Allgemeiner Teil.** 1. Die Erhaltungszustände der fossilen Pflanzen. 2. Die Gesteinsbildung durch Pflanzen (Phytolithogenese). 3. Lebensräume der Gegenwart und Vorzeit. 4. Lebensort und Begräbnisort. 5. Fossile Pflanzen und Klima der Vorzeit. 6. Kontinentverschiebungen und Polverlagerungen. / **II. Lebensbilder aus der Pflanzenwelt der Vorzeit.** 1. Die Unterdevonflora im Wahnbachtal bei Bonn. 2. Das Psilophyten-Moor von Rhynie. 3. Die Mitteldevonflora von Elberfeld. 4. Die Oberdevonflora der Bäreninsel. 5. Der rheinisch-westfälische Steinkohlenwald. 6. Die Pflanzengemeinschaften des Rotliegenden im Thüringer Wald. 7. Die Nadelwälder am Strande des mitteldeutschen Kupferschiefer-Meeres. 8. Der Aufbau der thüringischen Zechsteinriffe. 9. Die Pflanzenwelt des deutschen Buntsandsteins. 10. Grünalgenbänke in der alpinen Trias Südtirols. 11. Die thüringischen Lettenkohlensümpfe. 12. Die Rhät/Lias-Flora Frankens. 13. Die Dünenvegetation des Neokoms von Quedlinburg. 14. Die Wealden-Kohlen von Bückeburg. 15. Die Laubwälder zur Oberkreidezeit im nördlichen Harzvorland. 16. Die Braunkohlenwälder des Geiseltales bei Halle. 17. Die Molasseflora von Öhningen. 18. Die interglazialen Travertine von Weimar-Ehringsdorf. 19. Der Federsee und die nacheiszeitliche Waldentwicklung. / **III. Die Entwicklung der Pflanzenwelt im Lauf der Erdgeschichte.** 1. Geologische Zeitrechnung und Entwicklungsgeschwindigkeit. 2. Die Stammesgeschichte der Pflanzen. 3. Die Vervollkommnung im Pflanzenreich. / Register.

In diesem Buche ist der Versuch gemacht worden, die Pflanzen der Vorzeit in ihrer damaligen Umwelt darzustellen. Um die Lebensbedingungen ausgestorbener Pflanzengemeinschaften zu ergründen, reichen die botanischen Tatsachen allein nicht aus; vielmehr müssen weitgehend auch die Ergebnisse der geologischen Forschung herangezogen werden. Somit war es notwendig, jeweils von räumlich und zeitlich eng umgrenzten Gebieten auszugehen. Deshalb hat der Verfasser im Hauptteil den Stoff im Rahmen einzelner „Lebensbilder" behandelt. Sie wurden so gewählt, daß die Gesamtentwicklung des Pflanzenreiches in ihren großen Zügen überblickt werden kann. Ausgedehnte Untersuchungen im Gelände und Durchsicht öffentlicher und privater Sammlungen während der letzten 12 Jahre ermöglichten es, die Darstellung weitgehend auf eigene Anschauung aufzubauen.

Der Titel „Paläobiologie" wurde gewählt, weil die Entwicklung des Pflanzenreiches mit einbezogen wurde und daher das Wort „Ökologie" zu eng gewesen wäre. Der Stoff bedingte ein Eingehen auf botanische und geologische Fragen in gleicher Weise. Auf beiden Gebieten mußte ein gewisses „Lehrbuchwissen" vorausgesetzt werden, um zu große Weitschweifigkeit zu vermeiden.

Da nur wenige Leser Gelegenheit haben werden, eine umfassende paläobotanische Sammlung durchzuarbeiten, hat der Verfasser dem Buch möglichst viele Abbildungen beigefügt.

*

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA